

Aus dem Physiologischen Institut der Universität Marburg/Lahn
und der Biologischen Anstalt Helgoland

DER ELEKTRISCHE SINN DES KATZENHAIES

Elektrophysiologische Untersuchungen an
der isolierten Lorenzinischen Ampulle

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der gesamten Medizin
des Fachbereichs Humanmedizin
der Philipps-Universität Marburg

vorgelegt von

BURKHART BROMM
aus Wilhelmshaven

Marburg 1977

Druck: Mauersberger, Marburg

Aus dem Physiologischen Institut der Universität Marburg/Lahn
und der Biologischen Anstalt Helgoland

DER ELEKTRISCHE SINN DES KATZENHAIES

Elektrophysiologische Untersuchungen an
der isolierten Lorenzinischen Ampulle

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der gesamten Medizin
des Fachbereichs Humanmedizin
der Philipps-Universität Marburg

vorgelegt von

BURKHART BROMM
aus Wilhelmshaven

Marburg 1977

Druck: Mauersberger, Marburg



Angenommen von der Medizinischen Fakultät
der Universität Marburg am 15. 7. 77
gedruckt mit Genehmigung der Fakultät
Dekan: Prof. Dr. F. Neurath
Referent: Prof. Dr. H. Hensel
Correferent: Prof. Dr. F. Haberich

Inhaltsverzeichnis

Einleitung	1
Methode	4
Ergebnisse	6
1) Allgemeines Verhalten der Lorenzinischen Ampulle gegenüber rechteckförmigen Strömen	6
2) Die statische Komponente der Elektrosensi- bilität	8
3) Zur Schwellenempfindlichkeit der Lorenzini- schen Ampulle gegenüber rechteckförmigen Strömen	9
4) Spikeintervallverteilungen während der dynamischen Antwort der elektrosensiblen Afferenz	12
5) Dynamische Kennlinien der elektrosensiblen Afferenz	15
6) Die Wirkung starker elektrischer Ströme auf die Lorenzinische Ampulle (overstimulation)	19
Diskussion	22
Zusammenfassung	29
Literaturverzeichnis	
Danksagung	
Lebenslauf	



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552327_0060

EINLEITUNG

Lorenzinische Ampullen sind Rezeptoren, die man in den meisten Elasmobranchiern, wie Haien und Rochen, aber auch -in wenig modifizierter Form als ampulläre Organe - in Knochenfischen, wie Welsen und Gymnotiden, findet. Aufgrund ihrer morphologischen Struktur - einem langen Ampullenkanal, der je nach Spezies mehrere Zentimeter betragen kann, mit einer Öffnung zur Außenseite des Fisches und einer sackartigen Ausstülpung nach innen - hielt man diese Ampullen seit ihrer Entdeckung durch Lorenzini (1678) bis zum Beginn dieses Jahrhunderts für exokrine Drüsen, zumal sie einen schleimigen Inhalt aus Mucopolysacchariden zeigen. Allerdings wies bereits Lorenzini darauf hin, daß die Kanalwand für einen Drüsenausführungsgang ungewöhnlich dick sei, so daß dieses Organ möglicherweise noch verborgenen Funktionen dienen könnte. Mittlerweile weiß man, daß die Lorenzinischen Ampullen Sinnesorgane sind, die sehr sensibel reagieren auf thermische Reize (Sand, 1938; Hensel, 1955, 1956, 1974; Murray, 1959), auf mechanische Reize (Hensel, 1956; Murray, 1957, 1960; Loewenstein, 1960; s. auch Parker, 1909; Metcalf, 1915, 1916), auf Änderungen der ionalen Zusammensetzung der umgebenden Lösung (Loewenstein und Ishiko, 1962; Murray, 1962; Nier und Hensel, 1973) sowie der CO_2 -Konzentration (Hensel, 1957) und auf elektrische Ströme oder Felder (Murray, 1959, 1962, 1965, s. auch 1974; Loewenstein und Ishiko, 1962).

Der Nachweis der Elektrosensibilität der Lorenzinischen Ampulle erhielt ein besonderes Gewicht durch Beobachtungen in Verhaltensuntersuchungen, nach denen Fische mit solchen Rezeptoren ausserordentlich empfindlich auf kleinste elektrische Felder in ihrer Umgebung reagieren. So berichteten Dijkraaf und Kalmijn (1966), daß bereits elektrische Feldstärken von nur $0,01 \mu\text{V}/\text{cm}$ bei Glattrochen eine deutliche Beschleunigung der Herzaktion bewirken konnten. Lissmann und Machin (1958) wiesen an *Gymnarchus niloticus*, einem süßwasseradaptierten Knochenfisch mit ampullären Organen,

Schwellenfeldstärken in ähnlicher Größenordnung nach, die reizsynchrone Lidschlag hervorriefen. Sehr eindrucksvoll waren die Ergebnisse von Kalmijn (1971, s. auch 1974), nach denen der Katzenhai im Bodensand vergrabene stromführende Elektroden sicher aufspürte.

Elektrische Schwellenfeldstärken von $0,01 \mu\text{V}/\text{cm}$ sind unvorstellbar klein, sie entsprechen der Feldstärke einer Taschenlampenbatterie, die auf eine Länge von 1.500 km auseinandergezogen ist (s. Bullock, 1973). Felder dieser Größenordnung existieren in der Tat im Meer: Sie können von bioelektrischen Erscheinungen schwimmender und atmender Beutetiere herrühren, auch von elektrisch aktiven Fischen. Andererseits zeigten Rommel und McCleave (1973), daß durch Bewegung von Wassermassen mit dissoziierten Salzen (wie etwa beim Golfstrom) im Magnetfeld der Erde elektrische Felder von einigen $\mu\text{V}/\text{cm}$ induziert werden. Schon durch hohe Wellen und durch Gezeitenströme werden Felder in dieser Größenordnung hervorgerufen. Auch im Fisch selbst scheinen durch Schwimmen im Magnetfeld der Erde elektrische Felder induziert zu werden (Andrianov et al., 1974). Weiter treten lokale Felder auf bei Temperaturdifferenzen oder durch Unterschiede im Salzgehalt; ebenso können sie im Übergang von Wassermassen zum Sandboden durch Reibung entstehen, oder durch Erdbeben, Eruptionen und massive Bewegungen von Erdschollen (Fedotov u.a., 1970). Viele dieser aufgeführten Felder mögen ein störendes Rauschen für einen "elektrischen Sinn" bedeuten, aus dem die eigentlich interessanten Signale erst herausgefiltert werden müssen; dies dürfte ganz besonders für die Muskelaktivität des elektrosensiblen Fisches selbst gelten.

Für den Katzenhai sollte die Lorenzinische Ampulle der spezifische Detektor seiner elektrischen Umwelt sein; andere Rezeptoren mit größerer Elektrosensibilität wurden bisher nicht gefunden. Es dürfte von außerordentlichem Interesse sein, den biologischen Verstärkermechanismus eines solchen

Elektrorezeptors, der Felder von wenigen Zehntel $\mu\text{V}/\text{cm}$ registriert, zu klären. Einen Baustein hierzu soll die vorliegende Arbeit liefern, die den Einfluss definierter Rechteckströme auf die Lorenzinische Ampulle untersucht und den Arbeitsbereich für diese elektrosensible Afferenz bei verschiedenen Temperaturen durch statische und dynamische Kennlinien beschreibt. Da zudem dieses Präparat für den Experimentator ungewöhnlich gut zugänglich ist, und der elektrische Reiz wie kaum ein anderer adäquater Reiz definiert appliziert werden kann, wurden bei der Planung und Durchführung der Versuche in besonderem Maße digitale Auswertungsmethoden berücksichtigt, in der Hoffnung, allgemeinere Verfahren und Prinzipien zu finden, die auch auf andere Rezeptortypen übertragen werden können.

METHODE

Die Versuche wurden an isolierten Lorenzinischen Ampullen aus dem Unterkiefer von Katzenhaien (*Scyliorhinus canicula*) durchgeführt. Die Fische wurden in der Nordsee (im Englischen Kanal) von einem Forschungsschiff der Biologischen Anstalt Helgoland (BAH) gefangen. Sie waren vor der Versuchsdurchführung (ebenfalls an der BAH) im allgemeinen etwa ein halbes Jahr auf 6 - 8°C adaptiert. Für die Präparation erwiesen sich die mandibulären Ampullengruppen, lateral von den Öffnungen des Seitenlinienorgans, wegen ihrer regelmäßigen Anordnung als besonders geeignet. 5 bis 8 einzelne Ampullen befinden sich hier in einer gemeinsamen bindegewebigen Kapsel, aus der nach vorn die Ampullenkanäle, caudalwärts der gemeinsame Ampullennerv mit mehreren hundert Einzelfasern austreten. Die Öffnungen der Ampullenkanäle findet man in der Nähe der Unterlippe als etwa halbschuppengroße Löcher.

Für die Versuche (Abb. 1) wurden die Ampullen nach Zerstörung des Zentralnervensystems in intakter Kapsel herauspräpariert, zusammen mit den etwa 2 cm langen Kanälen und einem 2 bis 4 cm langen Nervenstück, und in eine temperaturkonstante Meßkammer mit isotonischer Lösung nach Fühner (1908) gebracht (vergl. Murray und Potts, 1961). Diese Lösung hat folgende Zusammensetzung: Harnstoff (25,0 g), NaCl (20,0 g), NaHCO₃ (0,2 g), CaCl₂ (0,2 g), KCl (0,1g), aq. dest. ad 1 l; der pH wurde durch Tris-Chlorid auf etwa 7,4 gehalten. In der Meßkammer erfolgte auch die weitere Nervenpräparation auf dunklem Untergrund bei 10 bis 16facher Vergrößerung bis zu funktionellen Einzelfasern. Das Präparat war elektrisch von der Glathermode isoliert, die über Thermostaten konstant gehaltene Temperaturen garantierte von 7, 13, 19 und 25°C, gemessen über NTC-Widerstände und Wheatstonesche Brücke in unmittelbarer Nachbarschaft des Präparates (nach Hensel, 1974).

Die elektrischen Reizströme I wurden über einem Vorwiderstand R (100 M Ω) und über Glasmikroelektroden (Spitzendurchmesser etwa 5 μ m, Widerstände zwischen 300 k Ω und 1 M Ω , gefüllt mit Fühner-Lösung oder mit 3 M KCl-Lösung) in den Ampullenkanal (a.c.) gegeben; die Elektroden wurden durch einen Mikromanipulator (Fa. Leitz) vorgeschoben. Die Kanalöffnung war durch einen etwa 1 cm breiten Luftspalt von der geerdeten Ampullenkapsel elektrisch isoliert. Elektrischer Kontakt erfolgte über gesinterte Ag/AgCl/Pt-schwarz Elektroden (Fa. Annex Research, Calif., USA); Elektrodenpotentiale wurden für jede Meßtemperatur kompensiert durch die Referenzspannung V_e .

Aufgrund von Elektrodenpotentialen, aber auch durch Rezeptormechanismen (Obara und Bennett, 1972), kann das Potential (V_c) im Inneren des Kanals schwanken; constant current Bedingungen wurden erreicht durch Gegenkoppelung: Die Ausgangsspannung (V_g) des Generators (Fa. Grass, Mass., USA,

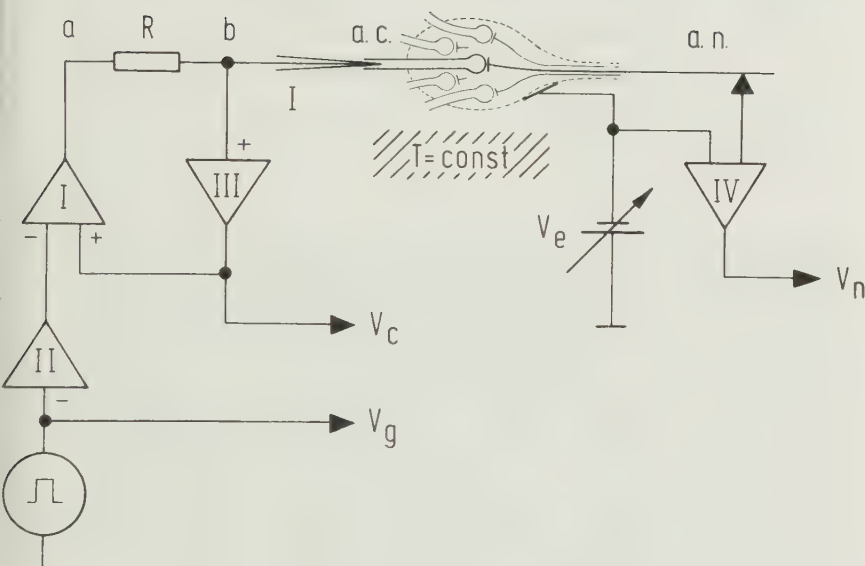


Abb. 1: Meßanordnung zur Untersuchung der Elektrosensibilität der Lorenzinischen Ampulle.

Die einzelne Ampulle wird in intakter Kapsel durch den Kanal (a.c.) über eine Mikroelektrode gereizt, die Antwort als Frequenzänderung der Aktionspotentiale (V_n) in zugehörigen funktionellen Einzelfasern (a.n.) über einen Differentialverstärker (IV) nachgewiesen. Die Generatorspannung (V_g) liefert über hochohmige Verstärker (I bis III) einen konstanten Strom I durch den Vorwiderstand R (100 MΩ), auch wenn sich das Potential V_c im Kanal ändert. Elektrodenpotentiale werden für jede Meßtemperatur T kompensiert durch V_e.

Mod. 54, und Fa. Exact, Calif., USA, Mod. 126) wurde nach Inversion auf den negativen Eingang eines Differenzverstärkers gegeben (doppelte Vorzeichenumkehr); auf dem positiven Eingang lag die über einem weiteren Verstärker abgegriffene Spannung V_c des Kanaleinganges, durch die auch die Elektrodenpotentiale bestimmt wurden. Alle genannten Verstärker waren MOSFETs mit hochohmigem Eingang ($10^{12} \Omega$) und einem Verstärkungsfaktor von 1. Mit dieser Schaltung betrugen die Potentiale an den Punkten a und b:

$$V_a = V_g + V_c, \quad V_b = V_c, \quad (1), (2)$$

mithin wurde der Reizstrom

$$I = \frac{V_a - V_b}{R} = \frac{V_g}{R} \quad (3)$$

ausschließlich bestimmt durch die Ausgangsspannung V_g des Generators und den Vorwiderstand R , unabhängig von einer momentanen Potentialdifferenz zwischen Kanalöffnung und Erde. Wegen der großen Elektrosensibilität des Präparates war V_g durch eine Widerstandsanordnung mit 1% Genauigkeit abschwächbar auf 1, 0.5, 0.2, 0.1, 0.05, 0.02, 0.01. Der Reizstrom wurde in Vorversuchen geeicht über ein Galvanometer (Kipp und Zonen, Delft, Holland, Mod. A 42). Damit ließ sich auch der Eingangswiderstand des Präparates bestimmen mit $180 \text{ k}\Omega$ bis $300 \text{ k}\Omega$ (in Übereinstimmung mit Waltman, 1966). Dieser relativ kleine Wert läßt allerdings vermuten, daß trotz Luftspalt ein Kurzschlußstrom über die Außenseite des Kanals direkt zur Erdelektrode fließt. Die angegebenen Reizstromstärken sind daher obere Grenzwerte. In den nachfolgenden Abbildungen wurde der Reizstrom I (auf dem unteren Strahl eines Zweistrahloszillograpen (Tektronix 565) abgebildet. Dabei bedeutete ein Ausschlag nach oben eine positive Spannung am Kanaleingang (gegenüber Erde) bzw. einen positiven Reizstrom (positive Ladungen treten in den Kanal ein).

Nervenaktionspotentiale funktioneller Einzelfasern der gereizten Ampulle wurden über einen Differenzverstärker (Tektronix 122, Frequenzbereich zwischen 80 und 1.000 Hz) gemessen, über den oberen Strahl des Oszillographen (Tektronix 565) sichtbar gemacht und mit einer Kamera (Firma Grass, Mass., USA) auf fortlaufendem Film festgehalten. Reizparameter und afferente Nervenantwort wurden zudem auf Magnetband gespeichert (Hewlett und Packard, Typ 3960) und später nach Aufbereitung auf einem Spikeanalysator (Firma Mentor, Minneapolis, USA, Mod. N 750) durch einen Digitalrechner (Digital Equipment, Mod. PDP 12A) nach üblichen Verfahren (Frequenz- und Intervallhistogramme, Periodogramme) ausgewertet. Spezielle Verfahren werden bei den entsprechenden Ergebnissen beschrieben.

ERGEBNISSE

1) Allgemeines Verhalten der Lorenzinischen Ampulle gegenüber rechteckförmigen Strömen.

Zunächst sei das Verhalten der Lorenzinischen Ampulle gegenüber rechteckförmigen Reizströmen qualitativ beschrieben. Abb. 2 gibt hierfür ein typisches Beispiel: Bei 13°C oder 19°C ist die elektrosensible Afferenz spontan aktiv. Einschalten eines negativen Stromes, oder Ausschalten eines positiven (zur Nomenklatur s. Methode), von $0,5 \text{ nA}$ (oberste Reihe) bewirkt bereits eine sichtbare Zunahme der Spikefrequenz in der zugehörigen Nervenfasern. Beim Ausschalten des negativen Reizstromes (oder Einschalten eines positiven) tritt entsprechend eine Frequenzerniedrigung auf. Im folgenden wird zur Vereinfachung von negativen oder positiven Stromsprüngen gesprochen. Erhöhung der Reizstärke macht die Effekte deutlicher (Reihe b, c, d). Beim positiven Stromsprung erlischt vorübergehend die Spontanaktivität (silent period). Bei sehr starken Reizströmen, wie in Reihe e und f für 19°C dargestellt, tritt ein neuer Effekt auf, im folgenden mit "overstimulation" bezeichnet: Die bei einem negativen Reizstromsprung erwartete hohe Frequenz bleibt nur kurzzeitig erhalten; anschließend wird sie durch mehr oder weniger lange silent periods unterbrochen, es entstehen damit kurzzeitig hochfrequente Entladungen, sogenannte "burst-Entladungen". Dies kann zu einer völligen Blockierung der erwarteten dynamischen Antwort führen, so daß das Einschalten eines starken depolarisierenden Stromes jetzt zu einer langen silent period führt, wie sie sonst gegenüber einem positiven Reizstromsprung beobachtet wird ("anomale Elektrosensibilität", s. Seite 20).

Von den in dieser Arbeit zugrunde liegenden etwa 70 Präparaten zeigten allerdings 6 Afferenzen auch bei schwachen Reizströmen eine anomale Elektrosensibilität: Der negative Stromsprung verminderte dann die Spikefrequenz, der positive erhöhte sie. Die Überlebensdauer dieser Präparate lag nicht unter denen mit normaler Elektrosensibilität (i. a.

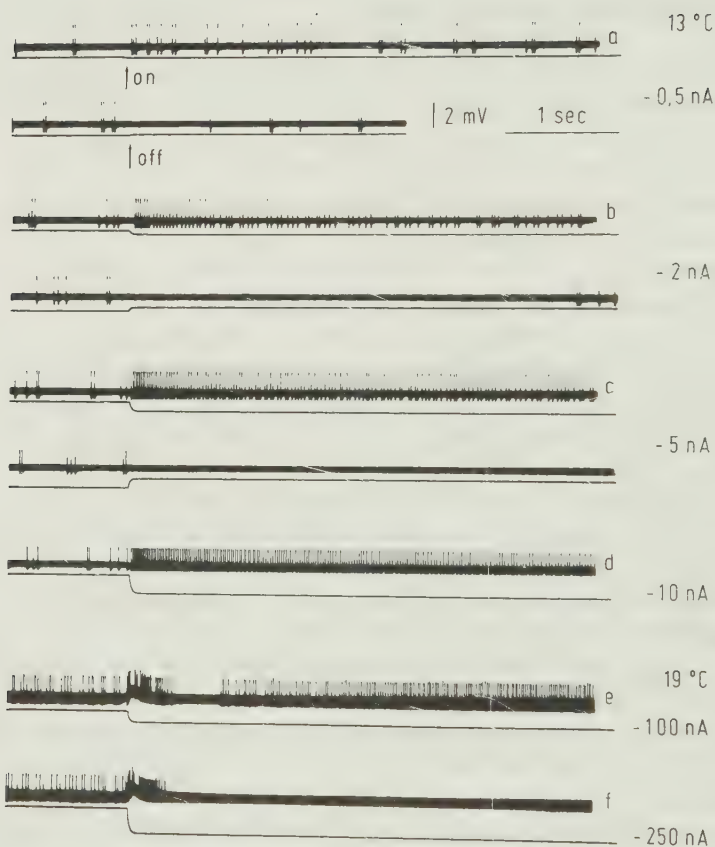


Abb. 2: Repetitive Entladungen einer afferenten Einzelfaser der Lorenzinischen Ampulle in Abhängigkeit vom Reizstrom.

Einschalten eines negativen Reizstromes (unterer Strahl in jeder Reihe) bewirkt Frequenzerhöhung der repetitiven Entladungen (oberer Strahl); beim Ausschalten treten silent periods auf, die bei Stromstärken von 5 nA und mehr im gewählten Zeitmaßstab nicht mehr darstellbar sind. Starke Ströme bewirken overstimulation: hochfrequente burst-Entladungen wechseln mit silent periods ab. Versuch Nr. 16/75; Einzelfaserpräparat; 13°C, 19°C.

mehrere Stunden), auch die durch den Reizstrom bedingten Frequenzänderungen entsprachen betragsmäßig dem Normalfall. In 3 Mehrfaserpräparaten zeigten sich beide Typen elektrosensibler Afferenzen; die eine mit normalem Verhalten, die zweite (mit deutlich anderen Spikeamplituden, so daß sie sich zweifelsfrei unterscheiden ließ) reagierte im entgegengesetzten Sinn; die Schwellenstromstärken waren jedesmal etwa gleich. Es war jedoch nicht auszuschließen, daß der Reiz in derartigen Fällen aufgrund ungewöhnlicher Lage des benachbarten Zellverbandes im Stromkreis zufällig die entscheidende(n) Rezeptorzelle(n) in entgegengesetzter Richtung durchsetzte. Im folgenden werden daher ausschließlich Afferenzen mit normaler Elektrosensibilität beschrieben.

Qualitativ das gleiche Verhalten zeigten die Ampullen auch bei den anderen verwendeten Meßtemperaturen (7°C bis 25°C); die Absolutwerte der Spikefrequenzen waren dagegen stark temperaturabhängig. Dies ist in Abb. 3 in Form von Frequenzhistogrammen für den gleichen Versuch dargestellt. Hierfür wurden die Nervenaktionspotentiale in Rechteckimpulse konstanter Amplitude (5 V) und Dauer (1 msec) umgewandelt und, in Abb. 3, für jeweils 0.5 sec durch den Computer gezählt. Es wurden negative Rechteckströme von 30 sec Dauer appliziert (unterste Reihe); die Amplitudenfolge war für alle Temperaturen gleich. Aufgrund der langsamen Adaptation der Lorenzinischen Ampulle an einen Temperatursprung (Hensel, 1955) wurde nach Umschalten auf eine neue Meßtemperatur mindestens 5 min gewartet, bevor mit einer neuen Versuchsreihe begonnen wurde. Zunächst fällt auf, daß die Grundfrequenz der spontanen Entladungen bei etwa 19°C ein Maximum durchläuft (s. Seite 8). Bei dieser Temperatur ist auch die dynamische Antwort (maximale Spikefrequenzänderung bei Ein- und Ausschalten des Reizstromes) am größten. Diese kann bis zu 1000 % der Grundfrequenz erreichen (s. Seite 16). Bei 25°C ist die Elektrosensibilität wieder geringer, eine Beobachtung, die sich in allen untersuchten Präparaten wiederfand. Diese Temperatur dürfte für den Nordseehai ungewöhnlich hoch sein und einer "thermischen overstimulation" gleichkommen. Schließlich erkennt man im Frequenzhistogramm der Abb. 3 nach initialer Spikefrequenzänderung eine nahezu vollständige Adaptation der elektrosensiblen Affferenz an den elektrischen Strom. Mit anderen Worten: Eine statische Komponente der Elektrosensibilität ist, wenn überhaupt vorhanden, nur gering.

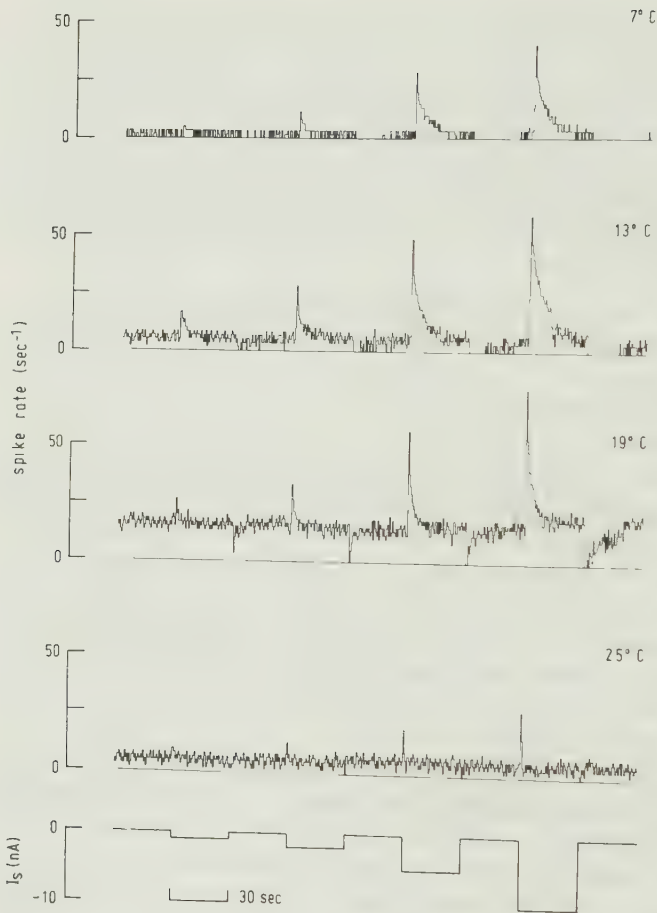


Abb. 3: Frequenzhistogramm einer elektrosensiblen Afferenz bei verschiedenen Stromstärken und Temperaturen.

Negative Reizimpulse steigender Amplituden (unterste Reihe) werden in den Ampullenkanal gegeben; gleiche Reizstärken für alle Temperaturen. Das Frequenzhistogramm zeigt ausgeprägte dynamische Antworten, temperaturabhängig. Die stationäre Entladungsfrequenz durchläuft bei 19°C ein Maximum. Gleicher Versuch wie in Abb. 2.

2) Die statische Komponente der elektrosensiblen Afferenz.

Die Frequenz der Spontanentladungen im afferenten Ampullen-nerven hängt empfindlich von der Umgebungstemperatur ab (Hensel, 1955; Hensel und Nier, 1971): Bei niedrigen Temperaturen ist die stationäre Spikefrequenz gering (unterhalb 7°C verschwindet i.a. die Spontanaktivität völlig). Nach Durchlaufen eines Maximums (im Mittel zwischen 13°C und 19°C) fällt die statische Temperaturcharakteristik wieder ab, für Temperaturen oberhalb 30°C lassen sich kaum noch Spontanentladungen nachweisen. Dieses Verhalten zeigt sich auch in Abb. 3 in den stationären Spikefrequenzen vor Reizbeginn. Ein konstanter Strom bzw. eine konstante Vorpolarisation beeinflusst die Spontanaktivität kaum; erst durch Heranziehung von computerunterstützten Auswerteverfahren konnten Frequenzänderungen bis maximal 25 % der Grundfrequenz nachgewiesen werden (Bromm, Hensel und Nier, 1975): Ein konstanter negativer Strom erhöht geringfügig die stationäre Entladungsfrequenz im gesamten Temperaturbereich, ein positiver Strom führt entsprechend zu einer Frequenzverminderung.

Schon im Frequenzhistogramm der Abb. 3 zeigte sich näherungsweise eine vollständige Adaptation der Lorenzinischen Ampulle an einen elektrischen Reiz: Nach einer ausgeprägten dynamischen Antwort fällt die Spikefrequenz trotz anhaltenden Reizstromes auf den Ausgangswert zurück. Die ausgeprägten Differentialeigenschaften dieser elektrosensiblen Afferenz werden weiter verdeutlicht durch Versuche, wie sie in Abb. 4 dargestellt sind: Der Reizstrom wird stufenweise um ständig gleiche Beträge von hier 8 nA vermindert, wodurch ein großer Teil des Arbeitsbereiches der Ampulle (s. Seite 15f) durchfahren wird. Der Versuchsaufbau, in dem der Strom selbst als Spannungsabfall an einem konstanten Widerstand gemessen wird, schließt aus, daß - etwa durch Änderung der Elektroden- oder Kanalpotentiale - der konstant eingestellte Strom während der Reizdauer auf 0 abnimmt (siehe Methode). Die dy-

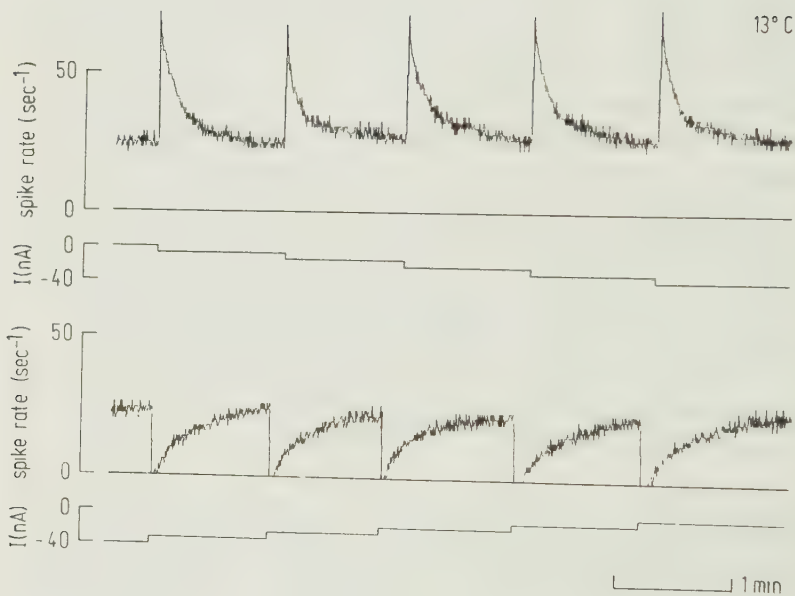


Abb. 4: Zur statischen Komponente der Elektrosensibilität der Lorenzinischen Komponente.

Frequenzhistogramme einer funktionellen Einzelfaser bei stufenweiser Änderung des Reizstromes um jeweils 8 nA; obere Reihe: on response; untere Reihe: off response. Innerhalb des gesamten Bereichs zeigt sich eine vollständige Adaptation an den elektrischen Reiz. Versuch No 4/74; Einzelfaserpräparat; 19°C; Analyseintervall 500 msec.

namischen Antworten der Elektrosensibilität sind bei gleichen Stromsprüngen innerhalb der Arbeitsgenauigkeit der Ampulle etwa gleich, sie sind nach etwa 1 min nahezu auf die Ausgangsfrequenz abgeklungen und weitgehend unabhängig von der Vorpolarisation der Ampulle. Dies gilt für den gesamten untersuchten Temperaturbereich. Im weitgehenden Fehlen einer statischen Komponente unterscheidet sich die Elektrosensibilität der Ampulle wesentlich von der bekannten thermischen Empfindlichkeit des gleichen Präparates, die der Charakteristik eines typischen Kaltrezeptors folgt (vergleiche Abb. 4, Hensel, 1955). Dies ist um so erstaunlicher, als der Ampullenkanal ausgesprochene Tiefpaß-Eigenschaften besitzt (Waltman, 1966). Das nahezu vollständige Fehlen einer statischen Elektrosensibilität ist für die weitere experimentelle Untersuchung günstig: Konstante Elektrodenpotentiale verfälschen die Ergebnisse zur dynamischen Antwort kaum.

3) Zur Schwellenempfindlichkeit der Lorenzinischen Ampulle gegenüber rechteckförmigen Reizströmen.

Der Begriff "Schwellenreizstärke" ist bei einer spontan feuernden Afferenz grundsätzlich problematisch. Wie groß muß eine Spikefrequenzänderung sein, um als solche von der nachgeschalteten Synapse bemerkt zu werden? Diese Frage hängt sicher von der stochastischen Verteilung der Spikeintervalle der spontanen Entladungen ab. In erster Näherung sollte ein Schwellenreiz Spikefrequenzänderungen bewirken, die sich signifikant im Intervallhistogramm stationärer Entladungen abheben. Die Intervallverteilungen spontan aktiver Einzelfasern des Ampullennerven werden in Abschnitt 4 näher beschrieben; die relativen Standardabweichungen liegen bei 30%, weitgehend unabhängig von der Meßtemperatur. Bei Untersuchung der elektrosensiblen Afferenz der Lorenzinischen Ampulle hat sich mit Murray (1962) jedoch als zweckmäßig erwiesen, bereits eine 10 %ige Änderung der mittleren Spikefrequenz in der ersten halben Sekunde nach Reizbeginn als Schwellenwert zu wählen. Tatsächlich kann man eine solche reizsynchrone Spikefrequenzänderung im Lautsprecher bereits deutlich durch das Ohr ausmachen.

In Tab. I sind die auf diese Weise bestimmten Schwellenströme für die 10 empfindlichsten Ampullen (von ca. 70) zusammengestellt, außerdem sind die zugehörigen Stromdichten (bezogen auf einen mittleren inneren Kanaldurchmesser von 0.3 mm (s. auch Hensel, 1955; Waltman, 1966), die Potentialdifferenzen zwischen Kanaleingang und Erde (direkt gemessen, bzw. berechnet als Spannungsabfall des Reizstromes über einen mittleren Eingangswiderstand von $250\text{ K}\Omega$, s. Methode), und die elektrischen Feldstärken zum Vergleich mit den Ergebnissen aus Verhaltensuntersuchungen angegeben. Die Umrechnung auf Schwellenfeldstärken (V_c dividiert durch den Abstand zwischen Reizelektroden spitze und geerdeter Kapsel) ist allerdings wenig sinnvoll, da die Messungen zeigten, daß ein weiteres Vorantreiben der Reizelektrode in das Ampullenvolumen hinein die Schwellenspannung nicht meßbar verringert. Dies steht in Einklang mit Beobachtungen von Waltman (1966), nach denen der Ampullenkanal mit Inhalt elektrisch außerordentlich gut leitet (die Längenkonstante des Kanals liegt bei 50 cm, d.h., erst dann wäre die Eingangsspannung auf $1/e$ des Anfangswertes abgeklungen). Nahezu alle Ampullen zeigten eine maximale Elektrosensibilität bei Temperaturen zwischen 13°C und 19°C (zwei von insgesamt etwa siebzig Präparaten wiesen die relativ größte Empfindlichkeit bei 7°C auf). Die in der Tabelle angegebenen glatten Werte für den Reizstrom resultieren aus der Meßmethode: ein konstanter Reizstrom wurde durch eine Widerstandsschaltung in definierten Stufen verkleinert. Wegen des mittleren thermischen Rauschens von etwa $10\text{ }\mu\text{V}$ war andererseits V_c genauer als angegeben nicht bestimmbar.

Die Temperaturabhängigkeit der Schwellenstromstärke (bestimmt durch eine reizbedingte Spikefrequenzänderung von etwa 10 % innerhalb der ersten Reizsekunde) ist durch Abb. 5 veranschaulicht, in der Mittelwerte von 5 über den gesamten Temperaturbereich untersuchten Ampullen (obere Kurve mit Abweichung der Mittelwerte) angegeben sind. Demnach liegt der Schwellenstrom am niedrigsten bei Temperaturen

Tab. I: Schwellenströme I_{th} , -stromdichten i_{th} , -spannungen V_{cth} , -feldstärken E_{th} der 10 empfindlichsten Lorenzischen Ampullen.

Versuch No.	Temp °C	I_{th} nA	$i_{th}^{1)}$ nA/mm ²	$V_{cth}^{2)}$ µV	$E_{th}^{3)}$ µV/cm
12/74	13	0.2	0.72	50	25
13/74	13	0.1	0.36	30	15
14/74	19	0.2	0.72	70	35
17/74	13	0.2	0.72	50	25
18/74	19	0.1	0.36	30	15
19/74	19	0.1	0.36	15	7,5
20/74	19	0.05	0.18	20	10
14/75	13	0.2	0.72	50 *	25
16/75	13	0.05	0.18	12.5 *	6.25
17/75	19	0.1	0.36	25 *	12.5

Bemerkungen:

I_{th} bewirkt eine etwa 10 % Änderung der mittleren Spontanfrequenz innerhalb der ersten Sekunde nach Applikation des rechteckförmigen Reizstromes.

1) $i_{th} = I_{th} / 0.28 \text{ mm}^2$

2) V_{cth} direkt gemessen oder als V_{cth}^* berechnet aus $I_{th} \cdot 250 \text{ k}\Omega$

3) $E_{th} = V_{cth} / 2 \text{ cm}$

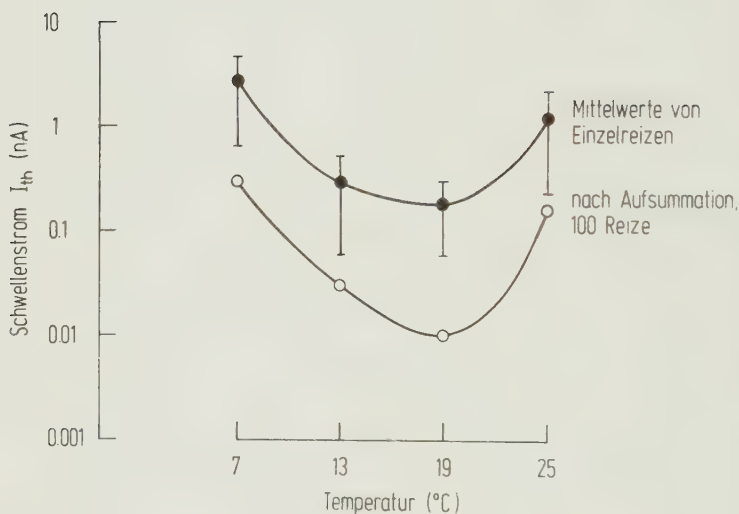


Abb. 5: Schwellenströme der Lorenzinischen Ampulle in Abhängigkeit von der Temperatur.

Als Schwellenstrom wurde der rechteckförmige negative Stromimpuls definiert, der innerhalb der ersten halben Sekunde nach Einschalten eine etwa 10%ige Spikefrequenzänderung hervorruft. Obere Kurve: Mittelwerte von den 5 empfindlichsten Präparaten mit Standardabweichung (logarithmischer Maßstab); untere Kurve: Schwellenstrom einer einzelnen Ampulle nach Mittelung der Spikefrequenzänderung von 100 aufeinanderfolgenden Reizimpulsen (nach Bromm, Hensel, Tagmat, 1976).

zwischen 13°C und 19°C . Bei diesen Temperaturen ist andererseits die Frequenz der Spontanentladung am größten (s. Seite 8). In der Arbeit werden weitere Ergebnisse beschrieben, die auf einen möglichen Zusammenhang zwischen Empfindlichkeit eines Rezeptors und Spontanfrequenz der zugehörigen Afferenz hinweisen. Die hier gezeigten Schwellenströme an der isolierten Ampulle sind jedoch mindestens um einen Faktor 10 größer als die in Verhaltensuntersuchungen am lebenden Tier gefundenen Schwellenwerte (zum Vergleich siehe Kalmijn 1974, Tab. 2). Es fragte sich daher, ob man mit den Lorenzinischen Ampullen auch wirklich die spezifischen Rezeptoren für den elektrischen Reiz gefunden hat. In diesem Falle wäre es möglich, daß im lebenden Fisch eine räumliche Summation der von den vielen hundert Ampullen einlaufenden Informationen in den nachgeschalteten Synapsen des elektrosensorischen Systems stattfindet, wodurch die Empfindlichkeit des lebenden Tieres gegenüber elektrischen Reizen vergrößert wird. Um diese Vermutung an der einzelnen isolierten Ampulle nachzuprüfen, wurde der Elektrorezeptor nach einem mit Hensel und Tagmat (1976) entwickelten Verfahren mit z.B. 100 aufeinanderfolgenden abwechselnd positiven und negativen Impulsen gleicher Dauer (1 sec) und Amplitudenbeträgen gereizt und die Spikefrequenz für beide Reizpolaritäten getrennt durch den Computer ausgezählt. Wird dann wieder die 10 % Spikefrequenzänderung als Kriterium für den Schwellenstrom gewählt, erhält man die untere Kurve in Abb. 5. Weitere Reduzierung der Reizstärke um einen Faktor 10 ergab auch nach beliebiger Wiederholung des Reizes keine signifikanten Spikefrequenzänderungen. Durch Summation lassen sich damit auch am isolierten einzelnen Rezeptor Schwellenströme (und -felder) nachweisen, die denen in Verhaltensuntersuchungen entsprechen.

4) Spikeintervallverteilungen während der dynamischen Antwort der elektrosensiblen Afferenz.

Die gleichen Fragen, die bei der Schwellendefinition auftreten, gelten grundsätzlich für den gesamten Arbeitsbereich eines jeden Rezeptors: Auch die Unterschiedsschwelle muß von der Intervallverteilung der afferenten Nervenimpulsfolge abhängen. Intervallhistogramme sind jedoch für die dynamische Komponente nach den üblichen Methoden nicht aufzustellen, da die Adaptation den Mittelwert der Entladungsfrequenz ständig ändert. Es wurde daher nach Verfahren gesucht, durch Vorausberechnung der erwarteten mittleren Spikefrequenz Intervallhistogramme um einen "gleitenden Mittelwert" herum zu bilden. Im Falle der Lorenzinischen Ampulle erwies sich ein exponentieller Ansatz für die Adaptation als brauchbare Näherung.

Abb. 6 beschreibt das Verfahren, das in Zusammenarbeit mit Herrn Dipl. Ing. A. Tagmat entwickelt wurde. In der oberen Reihe ist das Frequenzhistogramm einer Einzelfaser bei 13°C für einen Reizstrom von -5 nA wiedergegeben, der zur Zeit $t = 0$ eingeschaltet wird. Die mittlere Spikefrequenz vor Reizbeginn habe den Wert ν_0 . Bei exponentiellem Abklingen der Spikefrequenz ν während der dynamischen Antwort auf einen stationären Endwert ν_∞ wird

$$\nu - \nu_\infty = (\nu_1 - \nu_\infty) \cdot \exp(-t/\tau) \quad (4)$$

mit der maximalen Spikefrequenz ν_1 und der Adaptationszeitkonstanten τ . Aufgrund der nahezu vollständigen Adaptation nach hinreichend langen Zeiten (s. Teil 2 der vorliegenden Arbeit) wird

$$\nu_1 - \nu_\infty \approx \nu_1 - \nu_0 = \nu_1^* \quad (5)$$

wobei ν_1^* die maximale reizbedingte Spikefrequenzänderung, im folgenden kurz dynamische Frequenzänderung, bezeichnet.

Logarithmierung von Gl (4) ergibt mit (5):

$$\ln \nu^* = - \frac{1}{\tau} \cdot t + \ln \nu_1^* \quad (6)$$

Die Logarithmierung erfolgte durch den Computer für jedes einzelne Spikeintervall T , aus dem die momentane Spikefrequenz $\nu = 1/T$ berechnet wurde. In Abb. 6 sind zur besseren Übersicht die gleichen Analyseintervalle von 0,5 sec beibehalten. Aufgrund der Zählmethode der Spikeintervalle (ein

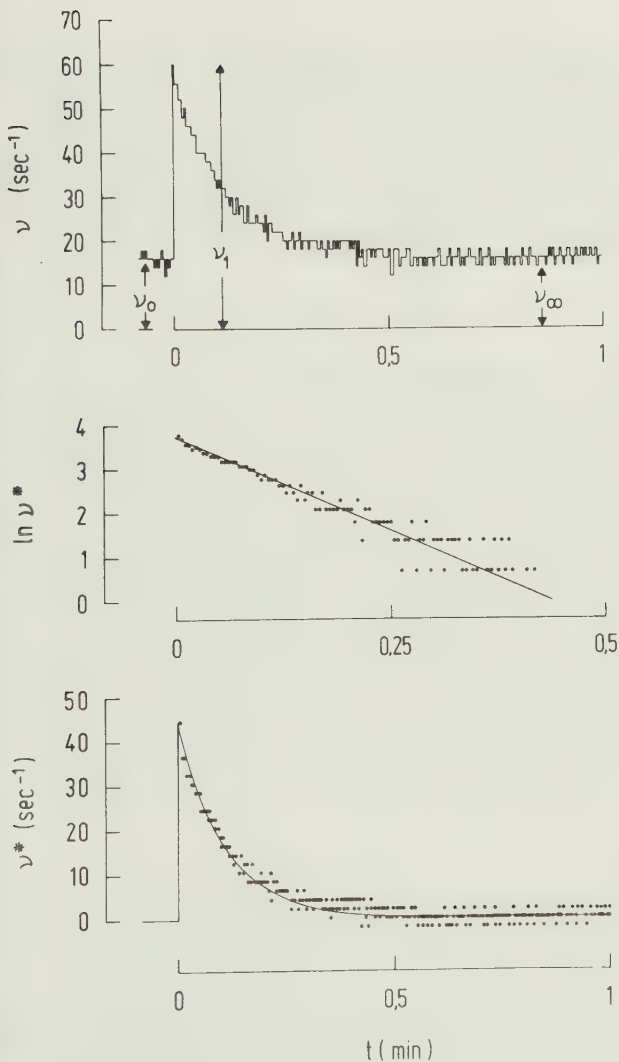


Abb. 6: Zur Beschreibung der Adaptation eines Differential-rezeptors durch eine Exponentialfunktion.

Oben: Frequenzhistogramm der Ampulle bei 13°C und rechteckförmigem Reizstrom von -5 nA ; Analyseintervall 200 msec .

Mitte: Logarithmierte Spikefrequenz $\nu^* = \nu - \nu_\infty$; ν_∞ stationäre Spikefrequenz bei hinreichend langem Reiz.

Unten: Histogramm zur Frequenzänderung ν^* ; die ausgezogene Kurve beschreibt die Funktion $\nu^* = 43 \cdot \exp(-t/6.9)$.

Versuch Nr. 9/74; Einzelfaserpräparat.

Spike fällt in das Analyseintervall hinein oder nicht) kommt es dann zu den angegebenen diskreten Werten für $\ln \nu^*$. Durch die Punkteschar wird nach der üblichen Methode der kleinsten Fehlerquadrate eine Gerade gelegt, deren Steilheit nach Gl.6 in diesem Beispiel eine Zeitkonstante $\tau = 6,9 \text{ sec}$ und deren Schnittpunkt mit der $t = 0$ Geraden die maximale Spikefrequenzänderung $\nu_1^* = 43 \text{ sec}^{-1}$ bzw. mit $\nu_0 = 17 \text{ sec}^{-1}$ eine maximale Spikefrequenz $\nu_1 = 60 \text{ sec}^{-1}$ ergibt. In der unteren Reihe sind die gleichen Meßpunkte noch einmal in linearem Maßstab aufgetragen, zusammen mit der nach diesem Verfahren bestimmten Funktion

$$\nu^* (\text{sec}^{-1}) = 43 \cdot \exp - t (\text{sec}) / 6,9). \quad (7)$$

Da dieses Verfahren im folgenden zur Beschreibung der dynamischen Komponente der Elektrosensibilität verwendet werden soll, sei es bereits hier in den wesentlichen Punkten diskutiert. Zunächst kann es überhaupt nur angewendet werden, falls sich die Adaptation mit hinreichender Genauigkeit durch einen einfachen exponentiellen Ansatz beschreiben lässt. Dies gilt für die elektrosensible Affferenz der Lorenzinischen Ampulle näherungsweise für schwache und mittlere Ströme; bei starken Strömen mit den dann auftretenden burstartigen Entladungen kann das Verfahren nicht mehr genügen. Ein weiterer Einwand betrifft die Anwendung der Methode der kleinsten Fehlerquadrate im logarithmischen Maßstab. Obwohl dies ein allgemein übliches Verfahren in der Physiologie ist (s. z. B. bei der Ermittlung der Permeabilitätsvariablen der Nervenmembran in der Ionen-theorie der Erregung nach Hodgkin, Huxley und Katz, 1952), und nicht nur dort, liegt hierin doch ein systematischer Fehler, da eine im logarithmischen Maßstab gleiche Abweichung nach oben oder unten ganz unterschiedliche Werte bei linearer Abbildung bedeutet.

Mit dem nach Abb. 6 eingefügten gleitenden Mittelwert lassen sich auch auf die dynamische Antwort Intervallhistogramme und andere, für stationäre Entladungen entwickelte Verfahren anwenden. In Abb. 7 sind Intervallhistogramme für verschiedene Zeitabschnitte während Adaptation auf einen elektrischen Reiz von -10 nA sowie für die maximale dynamische Antwort (innerhalb der ersten 5 sec) gegenüber verschiedenen Reizströmen zusammengestellt. Es zeigt sich eine deutliche Abhängigkeit der Intervallverteilung von der Dauer und Stärke des applizierten Stromes. Aufgrund der nahezu vollständigen Adaptation entspricht die Intervallverteilung zwischen 30 und 35 sec (Bild c) derjenigen der

19 °C

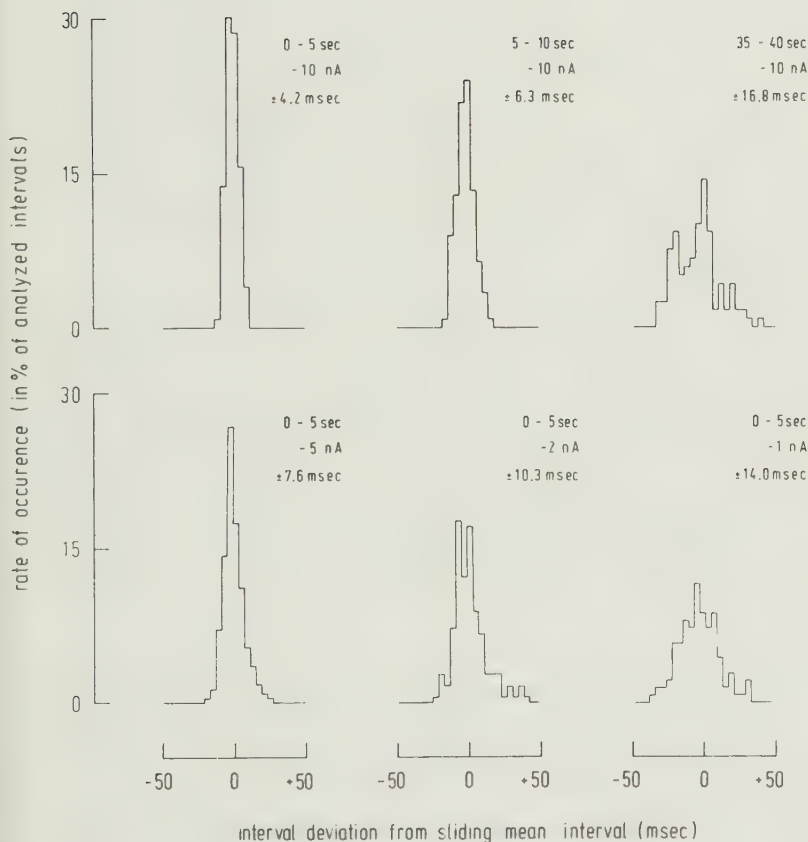


Abb. 7: Intervallhistogramme der elektrosensiblen Afferenz bei gleitendem Mittelwert.

Häufigkeit (Ordinate) der Intervallabweichungen (Abszisse) vom gleitenden Mittelwert während der dynamischen Antwort auf einen rechteckförmigen Reizstrom von jeweils 2 min Dauer. Oben: Intervallhistogramme zu verschiedenen Zeiten bei einer Reizstärke von -10 nA; unten: Intervallhistogramme während der ersten 5 sec nach Setzen verschiedener Reizstärken. Mittelwerte und Standardabweichungen wie angegeben; Intervallklassen 4 msec. Einzelfaserpräparat, 19 °C.

Spontanentladung (siehe fig. 2 bei Bromm, Hensel, Nier, 1975), und etwa der bei dem kleinen Reizstrom -1nA (Bild f). Je näher man aber an den Einschaltmoment heranrückt (obere Reihe), oder je größer der Reizstrom (untere Reihe), desto schmaler die Intervallverteilung im Sinne einer stärkeren Synchronisation der Spikegeneration. Dieses Ergebnis fand sich bei allen Ampullen im gesamten untersuchten Temperaturbereich wieder, unabhängig davon, daß bei Temperaturen von 7°C und 25°C sehr viel breitere Intervallverteilungen in der Spontanentladung auftreten (s. Bromm, Hensel, Nier, 1975). Im allgemeinen gehorchten die Entladungen in funktionellen Einzelfasern des Ampullenerven näherungsweise einer Gauss-Verteilung, so daß die Standardabweichung $s.d. = \sqrt{\sum \varepsilon^2 / (n-1)}$ ($\sum \varepsilon^2$: Summe der Abweichungsquadrate vom - gleitenden - Mittelwert, n : Anzahl der ausgewerteten Intervalle) als Maß für die Verteilungsbreite herangezogen werden konnte. Bei Mehrfaserpräparaten, vor allem aber bei Einzelfasern mit charakteristischen Doppelschlägen in der Spontanentladung, wie sie etwa in Abb. 2 gezeigt werden, beschrieb ein Ansatz nach Poisson die Verteilung häufig besser.

Andererseits werden durch depolarisierende Ströme die Spikefrequenzen im afferenten Neuron erhöht und damit die Spikeintervalle von vornherein schmaler. Es ist daher zu erwarten, daß mit kleineren mittleren Spikeintervallen auch die Standardabweichung kleiner wird. Deshalb wurden "relative" Verteilungen berechnet, in denen die Abweichung jedes einzelnen Spikeintervalls T_i von dem zugehörigen erwarteten Mittelwert $\bar{T}_i$ auf diesen bezogen wurde: $(T_i - \bar{T}_i) / \bar{T}_i$. Derartige Verteilungsangaben sind zwar in der Neurophysiologie bisher nicht gebräuchlich, sie führen jedoch zu allgemeineren informationstheoretischen Aussagen. Hierfür gibt Abb. 8 ein Beispiel; auf der Abszisse sind die relativen Abweichungen der Spikeintervalle vom Mittelwert in % angegeben, auf der Ordinate die relativen Häufigkeiten, bezogen auf die jeweils am häufigsten auftretende Intervallabweichung. Durch diese Normierung fallen die starken Unterschiede in den Intervallverteilungen

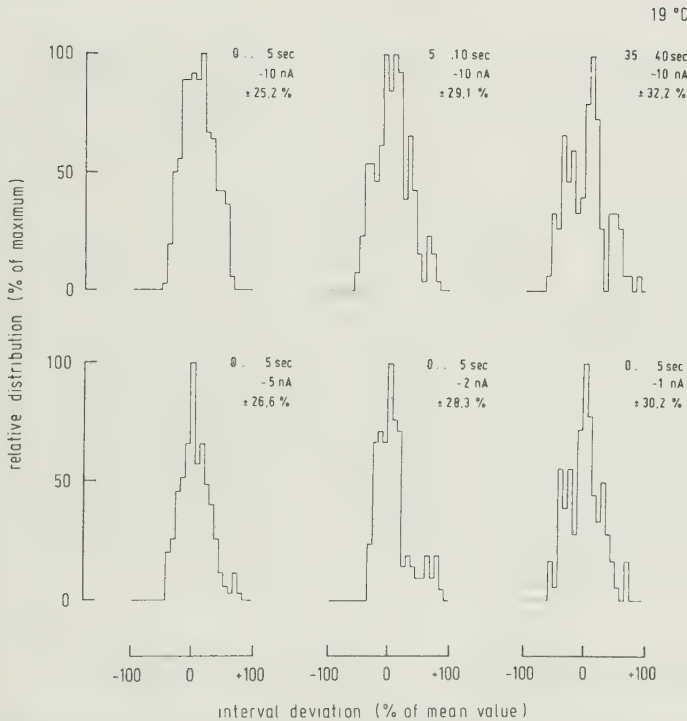


Abb. 8: "Relative" Intervallhistogramme der elektrosensiblen Afferenz bei gleitendem Mittelwert.

Ordinaten: Intervallverteilungen in % der jeweiligen maximalen Häufigkeit. Abszissen: Relative Abweichungen der Einzelintervalle vom jeweiligen Mittelwert in %. Die einzelnen Teilbilder entsprechen in ihren Versuchsbedingungen denen in Abb. 7. Die relativen Standardabweichungen liegen zwischen 25 und 35 %.

für verschiedene Stromstärken und -Dauern heraus, da auch die erwarteten Mittelwerte durch diese Größen beeinflusst werden. Näherungsweise läßt sich sagen, daß es für die elektrosensible Afferenz der Lorenzinischen Ampulle eine relative Standardabweichung

$$25 \% < \text{s. d.} \left\{ \frac{T_i - \bar{T}_i}{\bar{T}_i} \right\} < 35 \% \quad (8)$$

gibt, unabhängig von den elektrischen Reizbedingungen, und unabhängig von der Temperatur. Mit anderen Worten: Die statistische Schwankung in der Auslösung von Spikes im Ampullenerven hängt ab von der Häufigkeit, mit der dieses geschieht. Dieser Satz gilt jedoch nur in erster Näherung. Die Auswertung des gesamten Untersuchungsmaterials bestärkt eine bereits durch Abb. 8 angedeutete Gesetzmäßigkeit: Trotz Normierung auf den jeweiligen Mittelwert ist die relative Verteilung zu Beginn der dynamischen Komponente schmäler als erwartet: Durch den elektrischen Reiz wird die Impulsauslösung in der elektrosensiblen Afferenz synchronisiert. Mit zunehmender Reizdauer geht diese Synchronisation verloren, es folgt die typische stochastische Verteilung, die sich durch Bezug auf das mittlere Spikeintervall für die verschiedenen Temperaturen einheitlich durch die Näherungsgleichung (8) beschreiben läßt.

5) Dynamische Kennlinien der elektrosensiblen Afferenz.

Mit der in Abschnitt 4 vorgestellten Methode der approximativen Beschreibung der Adaptation durch eine Exponentialfunktion wirft der Prozeßrechner die maximale Spikefrequenz ν_1 und die Zeitkonstante τ aus. Beide Größen sollen im folgenden zur Kennzeichnung des Arbeitsbereiches der elektrosensiblen Afferenz der Lorenzinischen Ampulle herangezogen werden. Die maximale Entladungsfrequenz ν_1 entspricht etwa der Frequenz, die man nach üblicher Methode durch Auszählung der Spikes für die erste halbe Sekunde gewinnt (s. z. B. Hensel, 1955; Murray 1959).

Abb. 9 gibt typische dynamische Kennlinien zur Elektrosensibilität einer Lorenzinischen Ampulle bei verschiedenen Meßtemperaturen. Derartige Versuche dauern etwa 3 Stunden, da hier der gesamte Reizstärke- und Temperaturbereich untersucht wird. Nach Bestimmung der Schwellenstromstärke I_{th} , einheitlich bei 13°C , wurden Ströme von 2-, 5-, 10- und mehr-facher Schwellenstärke appliziert (s. Methode). Je höher der Strom, desto länger mußte vor einem neuen Reiz gewartet werden (s. Seite 20). Nach Umschalten auf eine neue Temperatur (in der Reihenfolge 13, 7, 19, 25, 13°C) wurde mindestens 5 min gewartet, bevor mit der neuen Reizserie begonnen wurde.

Nach Abb. 9 zeigt die dynamische Kennlinie bei rechteckförmigen Reizströmen einen S-förmigen Verlauf: In Schwellennähe nimmt die Steilheit $\Delta\nu/\Delta I$ zunächst zu, bleibt in einem mittleren Strombereich näherungsweise konstant und nähert sich dann bei Strömen von 10 bis 50 nA einem Maximum. Wird das Verfahren für noch höhere Ströme trotz der dann auftretenden overstimulation mit burst-Entladungen angewendet, ergeben sich wieder kleinere Spikefrequenzen. Dies gilt auch, wenn die Frequenzbestimmung durch übliches Auszählen über die erste halbe Sekunde erfolgt. Dieser Abfall bedeutet, daß bei einer bestimmten Reizstärke eine Maximalfrequenz erreicht wird; mit höheren Strömen werden die Spikfolgen dann durch silent periods unterbrochen (s. Abb. 2 und Seite 19f), so daß die mittlere Spikefrequenz sinken muß. Wenn damit auch gleiche mittlere Frequenzwerte im auf- bzw. absteigenden Ast der Kennlinie auftreten, so unterscheidet sich die jeweilige Nervenimpulsfolge doch deutlich: Auf der linken Seite vom Maximum ist sie regelmäßig, rechts treten bursts und silent periods auf. Weiter zeigt sich wieder der starke Einfluß der Temperatur auf die Elektrosensibilität der Ampulle, nämlich auf die stationäre Entladungsfrequenz ν_0 , auf den Schwellenstrom I_{th} , auf die Maximalfrequenz ν_{max} (s. unten), auf den Beginn einer overstimulation sowie auf die Steilheit der dynamischen Kennlinie.

Wenn auch die anderen untersuchten Ampullen grundsätzlich

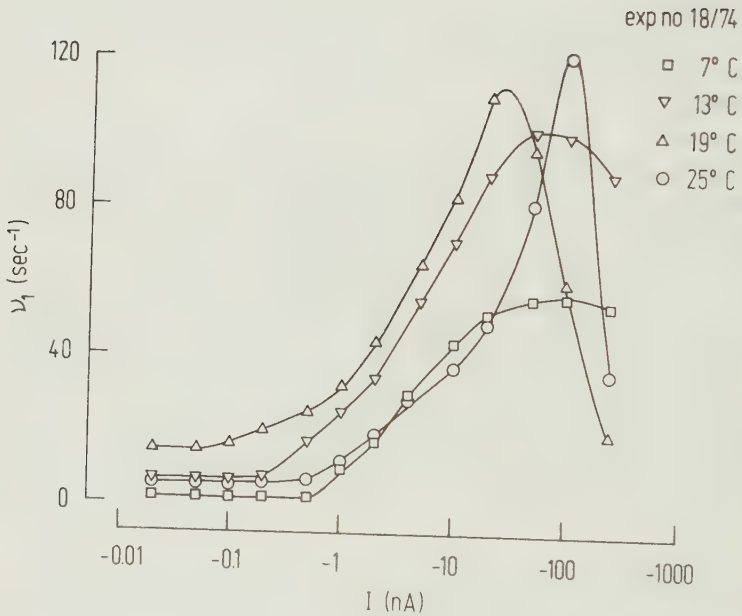


Abb. 9: Dynamische Kennlinien der elektrosensiblen Afferenz bei verschiedenen Temperaturen.

Auf der Ordinate sind die nach Abb. 6 bestimmten maximalen Spikefrequenzen aufgetragen, die durch die auf der Abszisse angegebenen (rechteckförmigen) Ströme hervorgerufen wurden. Einzelfaserpräparat. Bei hohen Reizströmen tritt overstimulation auf: die mittlere Spikefrequenz wird wegen der burstartigen Entladungen kleiner.

ein gleiches Verhalten gegenüber elektrischen Reizen zeigten, so war es doch aufgrund der von Versuch zu Versuch stark schwankenden Einzelwerte wenig sinnvoll, Mittelwerte zu bilden, die auch für die biologische Funktion einer Ampulle kaum von Bedeutung sein dürften. Es wurde eine ganze Reihe von Verfahren versucht, die Vielzahl der Ergebnisse einheitlich darzustellen. Dies gelang am besten, wenn die jeweiligen Spikefrequenz - Ä n d e r u n g e n in Abhängigkeit von der auf jeweiligen Schwellenreiz bezogenen Stromstärke (I/I_{th}) aufgetragen wurden (Abb. 10). Dann lagen die Werte für verschiedene Temperaturen bei der einzelnen Ampulle innerhalb der Streubreite der Ergebnisse für gleiche Temperaturen bei verschiedenen Ampullen. Die starke Schwankung der Spontanfrequenz ν_0 von Versuch zu Versuch in Abhängigkeit von der Temperatur wurde sehr eindrucksvoll von Hensel und Nier (1971, fig. 1) dargestellt. Durch die oben angegebene Normierung fällt diese Unsicherheit jedoch heraus; nur die reizbedingte Abweichung von der Spontanfrequenz wird registriert. Entsprechendes gilt für die Reizstärke.

Für stärkere Reizströme im Bereich der overstimulation kann diese Normierung jedoch nicht mehr zu einheitlichen Ergebnissen führen. Das Auftreten burstartiger Entladungen hängt eng mit der Maximalfrequenz zusammen, die, stark temperaturabhängig, von der elektrosensiblen Afferenz übertragen werden kann. Tab. II gibt eine Übersicht über diese Frequenzen, die aus den ersten Spikeintervallen der dynamischen Antwort bestimmt wurden. Durch Doppelimpulsreizung isolierter Ampullennervenfaser konnte gezeigt werden, daß bei weiterer Verkürzung des Reizabstandes das zweite Aktionspotential in die Refraktärzeit des ersten fällt: der reziproke Wert der in Tab. II angegebenen Frequenzen entspricht etwa der relativen Refraktärzeit des Ampullennerven. Damit stellt sich die konduktile Membran als entscheidender Faktor für den Übergang zur overstimulation und der dann beginnenden neuen Kodierungsform heraus.

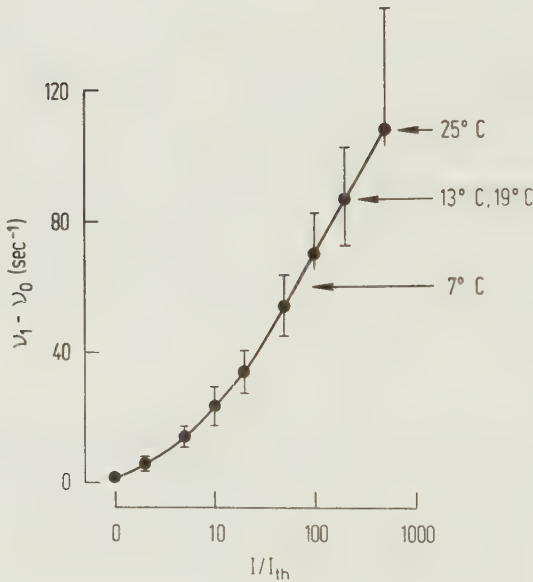


Abb. 10: Normierte dynamische Kennlinien der elektrosensiblen Affferenz.

Ordinate: Abweichung der maximalen Spikefrequenz ν_1 von der vorausgehenden Spontanfrequenz ν_0 als Mittelwert von 5 Ampullen und jeweils 4 Temperaturen. Abszisse: Relative Reizstärke in Vielfachem des Schwellenstromes. Durch diese Normierung lassen sich die Ergebnisse für verschiedene Präparate und Messtemperaturen mit der durch Balken angegebenen Standardabweichung einheitlich darstellen. Die Pfeile kennzeichnen den temperaturabhängigen Übergang zur overstimulation, für die eine Mittelung der Messwerte nicht mehr durchgeführt wurde.

Mit dem in Abb. 6 beschriebenen Verfahren lassen sich weiter die Zeitkonstanten der Adaptation bestimmen, so weit ein exponentieller Ansatz für die zeitliche Änderung der dynamischen Antwort überhaupt sinnvoll ist. Einen Eindruck hierzu gibt Abb. 11, in der der gleiche Versuch wie in Abb. 9 herangezogen wurde. Auch die Zeitkonstanten erwiesen sich stark temperaturabhängig: Je höher die Meßtemperatur, desto kleiner die Adaptationszeit auf einen konstanten elektrischen Reiz, ein durchaus zu erwartender Befund. Aber auch die Stärke des elektrischen Stromes selbst beeinflusst die Adaptation: Je größer dieser Strom, d.h. je höher die durch ihn bedingte initiale Spikefrequenzänderung, desto größer zunächst auch die Zeitkonstante. Formale Anwendung des Verfahrens für den Bereich der overstimulation zeigt andererseits wieder verkleinerte Zeitkonstanten: Durch die dann auftretenden Unterbrechungen der Spikefolgen klingt die mittlere Spikefrequenz schneller ab. Der Vergleich von Abb. 11 mit Abb. 9. (Ergebnisse des gleichen Versuches) zeigt jedoch, daß bereits mit weit kleineren Reizstärken als zur overstimulation erforderlich die Zeitkonstanten wieder abnehmen: die Adaptation wird mit stärkeren Strömen wieder rascher, ein Befund, den man auch aus Abb. 3 ablesen kann.

Bisher wurde ausschließlich die dynamische Antwort als Spikefrequenzerhöhung durch Applikation negativer Reizströme bzw. Stromsprünge beschrieben. Für die Beschreibung der Frequenzerniedrigung durch Reizstromsprung in positiver Richtung (zur Nomenklatur s. Methode) fehlen entsprechend definierte Bezugsgrößen. Üblicherweise werden für diese off-Komponente die Dauer der silent periods nach Abschaltung des Reizes angegeben. Diese Größe ist jedoch im Falle der elektrosensiblen Afferenz der Lorenzinischen Ampulle außerordentlich unsicher, da hier gezeigt wurde, daß die stochastische Verteilung der Spikeintervalle vom Mittelwert (auch während einer dynamischen Antwort) abhängen. Eine lange silent period bedeutet ein extrem langes mittleres Spikeintervall und damit eine sehr breite Intervallverteilung

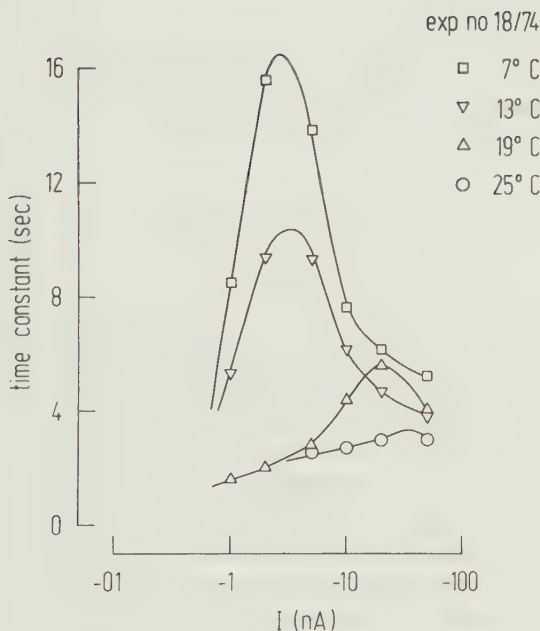


Abb. 11: Zeitkonstanten der Adaptation der elektrosensiblen Affferenz als Funktion der Stromstärke und Temperatur.

Die Zeitkonstanten (Ordinate) wurden nach dem in Abb. 6 angegebenen Verfahren als Funktionen der Stromstärke (Abszisse; rechteckförmiger Reiz) für verschiedene Temperaturen bestimmt. Sie durchlaufen ein Maximum bei Stromstärken, die noch weit unter denen für eine overstimulation liegen. Gleicher Versuch wie in Abb. 9.

bei Wiederbeginn der Spontanaktivität. Deshalb schwankt die Länge der silent period als zeitlicher Abstand des ersten auftretenden Nervenimpulses nach Reizende sehr stark (s.z.B. Abb. 2). Dennoch seien zur Orientierung in Abb. 12 die gemessenen silent periods eines Einzelversuches angegeben. Auch hier zeigt sich wieder der starke Einfluss der Temperatur in erwarteter Richtung: Je höher die Temperatur, desto kürzer die silent period bei vergleichbarer Reizstärke, d.h. desto geringer der Zeitbedarf für restituierende Prozesse in der elektrosensiblen Afferenz. Der Kurvenverlauf ist näherungsweise S-förmig; die silent periods scheinen mit zunehmender Reizstärke einem Maximalwert zuzustreben. Dies wird verständlich bei Kenntnis der langzeitlichen Schwankungen in der mittleren Spikefrequenz nach starken Reizströmen, wie sie im folgenden Abschnitt vorgestellt werden sollen.

6) Die Wirkung starker rechteckförmiger Reizströme auf die Lorenzinische Ampulle (overstimulation).

Bei der Untersuchung elektrosensibler Afferenzen von Rochen beobachtete Murray (1965), daß starke depolarisierende Reizströme die Antwortfrequenz im Ampullennerven wieder verringerte; diesen Effekt nannte er overstimulation. Nach unseren Befunden tritt bei derartigen Strömen (von z.B. 50 nA und mehr) ein ganz anderes Kodierungsmuster in der elektrosensiblen Afferenz auf; in Abb. 2 (Reihe e und f) wechseln sich dann burstartige Entladungen mit silent periods verschiedener Dauer ab. Da die Spikefrequenz nicht über einen temperaturabhängigen Maximalwert hinauskommt (s. Seite 17), bedeutet diese neue Kodierung eine Abnahme der mittleren Spikefrequenz im afferenten Ampullennerven, wie von Murray beschrieben. Es sei darauf hingewiesen, daß aus eigenen ersten Verhaltensuntersuchungen hervorgeht, daß den Versuchstieren diese Stromdichten unangenehm sind, die andererseits immer noch klein sind im Vergleich zur Schwellenstromdichte der erregbaren Nervenmembran; im Gegensatz zu gleichzeitig anwesenden Dorschen (die keine Lorenzinische Ampulle besitzen), suchen die Katzenhaie fluchtartig das Weite.

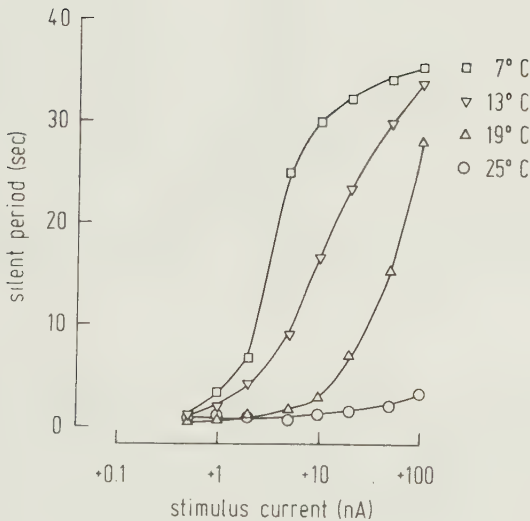


Abb. 12: "Silent periods" der elektrosensiblen Afferenz beim Einschalten positiver Reizströme.

Auf der Ordinate sind die temperaturabhängigen silent periods angegeben, die beim Einschalten (rechteckförmiger) positiver Ströme verschiedener Stärke (Abszisse) auftreten. Gleicher Versuch wie in Abb. 9 und 11. Zum Begriff "silent period" und zur Streubreite der Messpunkte siehe Text.

Ein Beispiel zur overstimulation gibt das Frequenzhistogramm der Abb. 13 (Analyseintervall 500 msec; die Anzahl der hineinfallenden Spikes multipliziert mit 2 ergibt die Anzahl pro sec). Schon der Reiz von -50 nA bewirkt hier eine Unterbrechung im Abfall der dynamischen Komponente. Auch die anschließende statische Komponente verhält sich anomal (s. unten). Erhöhung der Reizstärke auf 100 nA verkleinert die (mittlere) dynamische Antwort durch Unterbrechung der silent periods noch während des Analyseintervalls. Bei noch stärkeren Reizströmen zeigt sich sogar ein Umklappen der normalen Elektrosensibilität in anomale: Einschalten des negativen Reizstromes bewirkt an der gleichen Einzelfaser jetzt eine silent period: eine Umdeutung des einwirkenden Reizes bereits im peripheren Rezeptor. Ein Umschlagen auch des off-Effektes konnte bisher nicht beobachtet werden. Bei Auswertung mit Frequenzhistogrammen gehen allerdings Aussagen über das für overstimulation typische Impulsmuster (burst-Entladungen und silent periods) verloren.

Werden Frequenzhistogramme über längere Reizdauern durchgeführt, dann zeigt sich eine weitere für die overstimulation typische Unregelmäßigkeit. Während normalerweise die dynamische Komponente innerhalb etwa einer Minute nahezu vollständig auf die Ausgangsfrequenz ν_0 monoton zurückfällt, treten nach stärkeren Strömen Schwankungen in der Spikefrequenz auf, wie sie durch Abb. 14 für verschiedene Temperaturen dargestellt werden. Der burstartige Charakter der Impulsfolgen geht aus der rasch abfallenden dynamischen Antwort (obere Reihe) mit anschließendem erneutem Frequenzanstieg hervor. Es kommt dann regelmäßig zu einem langsamen Abfall der mittleren Spikefrequenz bis unter die Ausgangsfrequenz, anschließend zu einer erneuten Frequenzzunahme, bis nach etwa 10 Minuten stationäre Verhältnisse erreicht sind. Spiegelbildlich hierzu verhält sich der Ausschalteeffekt (untere Reihe), der deutlich macht, daß diese Frequenzschwankungen nicht von der Stärke der Vorpolarisation abhängen. Mit anderen Worten: Die elektrosensible Afferenz

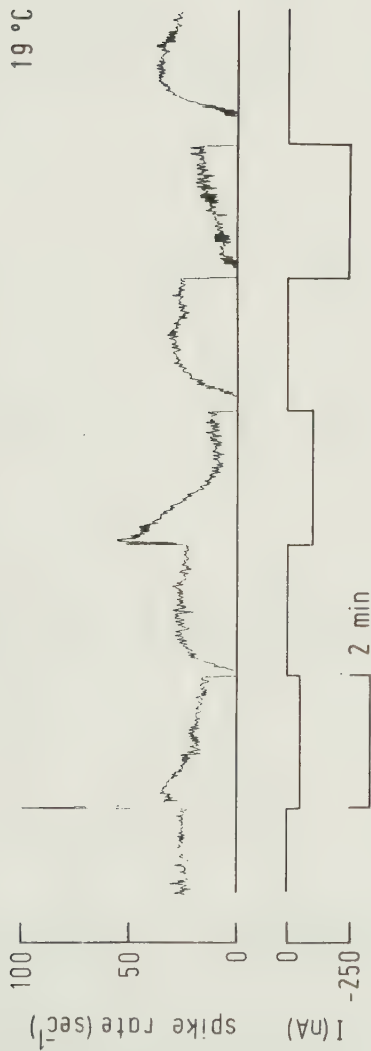


Abb. 13: Die dynamische Antwort der elektrosensiblen Afferenz gegenüber starken Strömen.

Obere Kurve: Fortlaufendes Frequenzhistogramm einer Einzelfaser bei 19 °C; Analyseintervall 0.5 sec. Untere Kurve: Elektrischer Reiz. Mit beginnender overstimulation wird die dynamische Antwort trotz weiterer Erhöhung der Stromstärke niedriger, bis sie (hier bei - 250 nA) in die entgegengesetzte Richtung umschlägt.

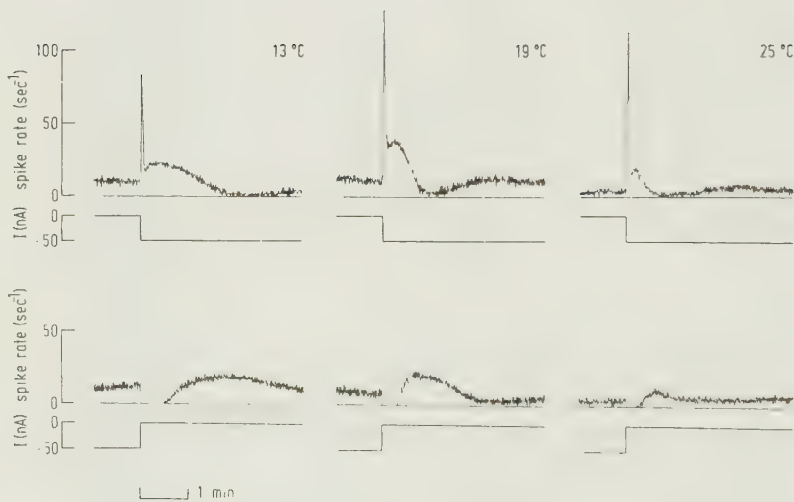


Abb. 14: Langzeit - Schwankungen in der Spikefrequenz der elektrosensiblen Afferenz bei starken Strömen.

Frequenzhistogramme (obere Kurven in jedem Teilbild) bei verschiedenen Temperaturen. Die obere Reihe zeigt das Verhalten der Spikefrequenz nach Einschalten eines starken negativen Reizstromes (untere Kurven in jedem Teilbild) von -50 nA, die untere Reihe die zugehörigen Ausschalteffekte. Im Bereich der overstimulation treten langsame, temperatur- (und stromstärke-) abhängige Nachschwankungen in der Spikefrequenz auf. Einzelfaserpräparat.

erinnert sich noch nach vielen Minuten an den elektrischen Reizsprung, so wenigstens ist es bei starken Strömen nachweisbar. Deshalb kann man bei starken Strömen in Analysebereichen von weniger als 5 min keine Aussagen über die Größe einer statischen Komponente machen; in bestimmten von Reizbeginn kann dann sogar eine anomale statische Elektrosensibilität auftreten.

Diskussion.

Das Verhalten der isolierten Lorenzinischen Ampulle von *Scyliorhinus canicula* gegenüber rechteckförmigen Reizströmen unterstützt die Vermutung, daß in diesem Organ die spezifischen elektrosensiblen Afferenzen zu suchen sind, die nach Beobachtungen am lebenden Tier gefordert werden. Der Schwellenstrom (definiert nach Murray, 1962, als diejenige Stromstärke, die eine Spikefrequenzänderung von etwa 10 % innerhalb der ersten halben Sekunde nach Reizbeginn hervorruft) liegt für die isolierte Lorenzinische Ampulle bei Temperaturen zwischen 13°C und 19°C in der Größenordnung von einigen Zehntel nA, entsprechend einer elektrischen Feldstärke von etwa $10\text{ }\mu\text{V/cm}$. Mit abnehmender Temperatur wird der Schwellenstrom ein bis zwei Zehnerpotenzen größer. Diese Werte liegen über den in Verhaltensuntersuchungen nachgewiesenen Schwellenfeldstärken (s. Kalmijn, 1974, Tab. II), da die relative Standardabweichung der Spikeintervall-Verteilung in der einzelnen afferenten Nervenfasern der isolierten Ampulle mit 20 bis 30 % zu groß ist, um reizbedingte Spikefrequenzänderungen durch kleinere Stromstärken signifikant voneinander zu unterscheiden. Wenn jedoch die Ampulle mit einer hinreichenden Anzahl von abwechselnd positiven und negativen Impulsen exakt gleicher Dauer und Amplitude gereizt wird, lassen sich nach Mittelung mit dem Computer Schwellenströme und -felder nachweisen, die mit denen aus Verhaltensuntersuchungen vergleichbar sind.

Schwellenspannungen im μV -Bereich werden unvorstellbar klein, wenn man an die der bekannten Membranen von Nerv und Muskel denkt, die 10 bis 20 mV betragen. Auch das durch thermisches Rauschen an der Rezeptormembran bedingte Störpotential liegt mit etwa $10\text{ }\mu\text{V}$ über dem Schwellenpotential (Bromm, Hensel, Tagmat, 1976). Es muß aber nicht notwendig angenommen werden, daß es sich bei der elektrosensiblen Rezeptorzelle um grundsätzlich anderen, bisher unbekannte Membranelemente handelt. Denkbar wäre, daß diese hohe Empfindlichkeit ein Er-

gebnis der Anordnung der Rezeptorzellen in der einzelnen Ampulle zueinander und zu den marklosen Nervenendigungen ist. Alle bisher untersuchten Elektrorezeptoren haben sekundäre Sinneszellen, die im Falle der Lorenzinischen Ampulle übrigens Kinozilien besitzen (Waltman, 1966; Szabo, 1974). Diese Rezeptorzellen sind umspinnen von marklosen Nervenendigungen, von denen jede mit mehreren benachbarten Rezeptorzellen Synapsen (Riegelsynapsen) bilden kann, während auch umgekehrt eine Rezeptorzelle mehrere Nervenendigungen versorgt (eigene Beobachtungen, zusammen mit Halata, Hamburg). Dieses eindrucksvolle Bild für konvergente und divergente Verschaltungen läßt bereits in der Peripherie des elektrosensiblen Systems eine starke räumliche Summation vermuten, die wesentlich zu der ungewöhnlich großen Sensibilität beitragen kann. Auch die Länge des Ampullenkanals, der ein elektrisch außerordentlich gut leitendes Kabel darstellt mit einer Längenkonstanten von etwa 50 cm (Waltman, 1966) beeinflusst die Elektrosensibilität. Da die interstitielle Flüssigkeit des Fisches einen größeren elektrischen Widerstand aufweist als das umgebende Meerwasser, wird die Potentialdifferenz zwischen Kanaleingang und Fischinnerem mit zunehmender Länge des Ampullenkanals größer, falls überhaupt ein elektrisches Feld mit einer Komponente in Kanalrichtung in der Umgebung auftritt. So könnte der Ampullenkanal für das elektrosensible System ein ähnlich wichtiges Hilfsmittel bedeuten, wie z.B. die Linse für das optische System oder das Mittelohr für das Gehör.

Der dynamische Arbeitsbereich der isolierten elektrosensiblen Afferenz umfaßt Stromstärken zwischen etwa 0.05 nA und 50 nA, oder elektrische Feldstärken bis zu etwa 10 mV / cm; derartige elektrische Reizstärken treten in der Tat in der natürlichen Umwelt von Meerwasserfischen auf (zur Übersicht s. Bullock, 1974). In diesem Bereich ist die dynamische Kennlinie S-förmig, mit temperatur- und stromstärkeabhängiger Anstiegssteilheit. Die Höhe der dynamischen Antwort (bis zu 1000 % der Spontanfrequenz) läßt eine große Anzahl von Abstufungen (Unterschiedsschwellen) in der Elektrosensation des Fisches denkbar erscheinen. Die Unter-

schiedsschwellen sollten wie die Minimalschwellen von der Schwankungsbreite der Intervallverteilung im afferenten Nerven abhängen, aus der die nachgeschaltete Synapse reizbedingte Impulsmuster herauslesen muß. Zur Untersuchung der Intervallverteilung während der Adaptation wurde ein gleitender Mittelwert eingeführt, in dem dieser zunächst als Funktion der Zeit an die gemessenen Spikefrequenzen angepasst und anschließend die Abweichung des einzelnen Intervalls von dem erwarteten Mittelwert berechnet wurde. Dabei stellte sich heraus, daß sich der Zeitverlauf der Adaptation für die elektrosensible Afferenz recht gut durch eine Exponentialfunktion beschreiben läßt. Die Intervallverteilung ist zu Beginn der dynamischen Antwort bedeutend schmaler als in der stationären Entladung, ein Befund, der bisher auch für das Entladungsmuster der Muskelspindel des Frosches (Brokensha und Westbury, 1974) und retinaler Ganglienzellen der Katze (Barlow und Levick, 1969) nachgewiesen wurde. Bezieht man jedoch die Standardabweichung der Spikeintervalle auf das jeweilige mittlere Intervall, dann zeigt sich eine weitgehende Konstanz dieser relativen Intervallverteilungen; dies gilt nicht nur für verschiedene Zeitabschnitte in der dynamischen Antwort, sondern auch für verschiedene Temperaturen, die in erster Näherung die Spontanfrequenz, weniger die dynamische Antwort beeinflussen. Die stochastische Verteilung der Spikeauslösung an der Lorenzinischen Ampulle hängt somit ab von der Häufigkeit, mit der dieses geschieht. Gleichzeitig legen diese Befunde die Vermutung nahe, daß für die Informationsverarbeitung im elektrosensorischen System die Abweichung der reizbedingten Spikefrequenz von der vorausgehenden Spontanentladung entscheidend ist. In diesem Fall lassen sich die dynamischen Kennlinien temperaturinvariant darstellen.

Sehr starke Reizströme (von 50 nA und mehr) bewirken an der Lorenzinischen Ampulle eine andere Kodierung der Spikefrequenz: hochfrequente, burstartige Entladungen wechseln sich ab mit mehr oder weniger langen silent periods. Die

Entladungsfrequenzen in den bursts entsprechen den bei der betreffenden Temperatur maximal fortleitbaren Frequenzen der Ampullennervenfaser. Da andererseits mit zunehmender Stromstärke unterbrechende silent periods in Dauer und Zahl zunehmen, muß die mittlere Spikefrequenz abnehmen; damit wird der von Murray (1965) mit "electrical overstimulation" bezeichnete Befund an *Raja ocellata*) erklärbar. Eigene Verhaltensuntersuchungen an Katzenhaien zeigten, daß die Fische Strömen im Bereich dieser overstimulation zu entfliehen suchen. Vielleicht bedeutet das Impulsmuster burst-silent period für den Organismus eine neue Sinnesmodalität: Schmerz. Bei diesen hohen Stromstärken treten weiter langsame Schwankungen in der stationären Entladungsfrequenz mit Perioden im Bereich mehrerer Minuten auf, wie in post-stimulus-Frequenzhistogrammen abzulesen ist. Diese Nachwirkungen nach Ausschaltung eines starken positiven oder negativen Stromes zeigen sich noch nach 10 bis 15 Minuten; so lange kann sich offensichtlich eine Ampulle an einen elektrischen Reiz erinnern. Schließlich können sich die on- und off-Reaktionen vertauschen: Einschalten eines sehr starken negativen Stromes (von etwa 250 nA, temperaturabhängig) führt nach wenigen hochfrequenten Entladungen zu einer langen silent period; eine "anomale Elektrosensation". Kürzlich berichteten Hensel und Nier (1976), daß auch die Thermosensibilität der gleichen Afferenz bei sehr langen Versuchsdauern in eine "anomale" umschlagen kann, was die Autoren jedoch auf eine beginnende Schädigung des Präparates zurückführen. Derartige Umdeutungen eines starken Reizes sind durchaus geläufig, etwa bei der anomalen Temperaturempfindung: siedend heißes Wasser wird als eiskalt empfunden. Hier zeigt sich aber, daß die Umdeutung schon im peripheren Rezeptor erfolgen kann.

Diese für die Lorenzinische Ampulle anomale Elektrosensibilität ist allerdings die Regel bei den sogenannten ampullären Organen der süßwasseradaptierten Fische (Gymnotiden und Mormyriden). Nach Bennett (1971; s. auch Obara und Bennett, 1972) ließen sich diese gegensätzlichen Wirkungen der Polarität durch unterschiedliche Angriffspunkte des elektrischen Reizes innerhalb des Sinnesepithels erklären: Bei den Lorenzinischen Ampullen wäre demnach der Spannungs-

abfall des Stromes über die zum Ampullenlumen hin gerichtete "äußere" Oberfläche der Sinneszellen für die Frequenzänderung im afferenten Nerven bestimmend, bei den anderen Elektrorezeptoren die "innere", in Richtung afferenter Nervenfasern gelegene. In diesem Falle müßte sich dann allerdings mit starken Strömen bei overstimulation der Ort der Elektrodeteaktion der Ampulle plötzlich von der äußeren auf die innere Oberfläche reversibel verlagern. Auch die Seitenlinienorgane von *Xenopus laevis* (Murray, 1956) und von Teleostiern (Katsuki und Yoshino, 1952) zeigen eine Elektrosensibilität in der Weise, die für die Lorenzinische Ampulle anomal wäre, allerdings erst gegenüber Stromstärken, die mehrere Zehnerpotenzen höher sind als die hier berichteten Schwellenstromstärken. Es wäre daher denkbar, daß bei overstimulation diese Mechanismen auch bei der Lorenzinischen Ampulle in den Vordergrund treten und die für den eigentlichen Arbeitsbereich der Ampulle typische "normale" Transformation des spezifischen elektrischen Reizes in Spikefrequenzänderungen der zugehörigen Afferenz überdecken. Bis heute fehlen jedoch die Mikroelektrodenableitungen direkt an oder in der elektrosensiblen Rezeptorzelle, so daß alle Überlegungen zu deren Erregungsmechanismen vorerst noch spekulativ bleiben müssen.

Die statische Antwort der elektrosensiblen Afferenz der Ampulle ist im Vergleich zur dynamischen ungewöhnlich klein; sie beträgt im Mittel höchstens 25 % der Frequenz der Spontanentladungen vor Reizbeginn, liegt also innerhalb der Standardabweichung der Spikeintervall-Verteilung. Für die Thermosensibilität der Ampulle wies Hensel (1955) eine statische Unterschiedsempfindlichkeit U_S (Frequenzänderung pro definierte Reizgröße) von $6 \text{ Spikes sec}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$ nach, für die dynamische (U_D) etwa $30 \text{ Spikes sec}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}$, mithin ein Verhältnis $U_D : U_S = 5$. Die gleiche Rechnung für die Elektrosensibilität dieses Präparates ergibt näherungsweise ein Verhältnis der beiden Unterschiedsempfindlichkeiten von 30 bis 40 (z.B. die maximale statische Antwort beträgt etwa 25 %, die dynamische für vergleichbaren Reizstrom 800 bis 1000 %, bezogen auf die Spontanfrequenz). Ähnliche Relationen zeigen im übrigen auch die Kaltrezeptoren der Katze mit $U_D : U_S \leq 30$ (Mittelwerte gegenüber Kältereiz; Hensel, Andres, von Düring, 1974) und die Infrarotrezeptoren der Boa mit $U_D : U_S \leq 32$ (Mittelwerte; Hensel, 1975). Die Lorenzinische Ampulle reagiert damit auf elektrische Ströme oder Felder wie ein Differentialrezeptor mit temperatur- und stromabhängigen Zeitkonstanten von 2 bis 14 sec. Die Differen-

tialeigenschaften wären dabei im eigentlichen Sinnesepithel zu suchen, da der Ampullenkanal einen Tiefpass darstellt mit einer längenabhängigen Grenzfrequenz von 10 bis 20 Hz (Waltman, 1966). Diese Befunde widersprechen Beobachtungen von Akoev und anderen (1976, s. auch 1973), nach denen elektrische Gleichfelder ebenso wie linear ansteigende Magnetfelder (die konstante elektrische Felder im Tier induzieren sollten) die stationäre Spikefrequenz im Ampullennerve (*Raja clavata*) um mehrere 100 % verändern. Allerdings dürften die dort verwendeten Reizdauern von wenigen Sekunden zu kurz sein, um adaptive Prozesse ganz zu erfassen. Mit ähnlich kurzen Testreizen fand auch Murray (1965) eine unvollständige Adaptation. Der Widerspruch zu Befunden in Verhaltensuntersuchungen, in denen der Katzenhai bei Fütterungsdressur auf Gleichspannungen anspricht (Kalmijn, 1971; 1974), ist jedoch nur scheinbar: Beobachtet man den Fisch bei der Beutesuche, dann fallen typische Pendelbewegungen des Kopfes beim Schwimmen auf, wodurch auch ein konstantes elektrisches Feld moduliert werden würde.

Am Anfang der Arbeit stand der Hinweis auf die multimodalen Leistungen der Lorenzinischen Ampulle. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit stellen, zusammen mit Befunden aus Verhaltensuntersuchungen, die elektrosensible Funktion in den Vordergrund. Die von Murray (1962) gezeigte Empfindlichkeit auf Änderungen in der Kochsalzkonzentration könnten sich auf Diffusionspotentiale zurückführen lassen. Änderungen der CO_2 - und O_2 -Konzentration (Hensel, 1957) beeinflussen andererseits grundsätzlich alle energieverbrauchenden Prozesse. Denkbar wären weiterhin mechanorezeptive Funktionen (Parker, 1909; Metcalf, 1915; 1916; Dotterweich, 1932); nach Murray (1960) entspricht der Schwellenwert der Druckempfindlichkeit der Ampulle von Welsen (*Raja clavata*) und von Katzenhaien dem hydrodynamischen Druck eines mit etwa 1 m/sec schwimmenden Tieres (s. auch Loewenstein, 1960). Auch die in elektronenmikroskopischen Aufnahmen nachweisbaren Kinozilien der Rezeptorzellen weisen auf mechanorezeptive Funktionen hin. Andererseits sind die

Lorenzinischen Ampullen entwicklungsgeschichtlich Abkömmlinge des stato-akustischen Systems (Szabo, 1974), in dem allgemein Haarsinneszellen auftreten. Verhaltensuntersuchungen zur Mechanorezeption der Ampulle stehen noch aus, sie sind wegen der hohen Mechanosensibilität der benachbarten Seitenlinienorgane, deren Afferenzen im gleichen Nervenstamm verlaufen, schwierig.

Eine besondere Aufmerksamkeit verdient die Thermosensibilität der Ampulle (Sand, 1938). Insbesondere durch die Arbeiten von Hensel (zur Übersicht s. Hensel, 1974) wurde dieses Präparat über Jahre zum bestuntersuchten Kaltrezeptor; die Minimalschwelle liegt hier bei etwa 0.05°C . Der Vergleich des Verhaltens der Lorenzinischen Ampulle gegenüber thermischen und elektrischen Reizen macht eine Vielzahl von Ähnlichkeiten deutlich: die maximalen dynamischen Antworten liegen in vergleichbarer Größenordnung, ebenso die Zeitkonstanten der Adaptation; es gibt eine thermische overstimulation ebenso wie eine elektrische, und es gibt auch eine anomale Temperaturempfindlichkeit (Nier und Hensel, 1974). Der wesentliche Unterschied zwischen beiden Modalitäten liegt in der statischen Komponente: diese ist für die Thermosensibilität der Ampulle außerordentlich groß, die mittleren Spikefrequenzen der tonischen Entladungen durchlaufen, wie üblich bei Kaltrezeptoren, ein Maximum (für die Lorenzinische Ampulle des Nordseehaies bei 19°C), während zeitlich konstante elektrische Ströme die stationäre Entladungsfrequenz kaum beeinflussen. Dieser entscheidende Unterschied widerspricht dem naheliegenden Versuch, Äquivalente zwischen thermischen und elektrischen Reizen aufzustellen, wie es z.B. von Murray (1959) versucht wurde. Aber reicht die unterschiedliche statische Empfindlichkeit der Ampulle für das Tier aus, um elektrische Einwirkungen von thermischen durch zentrale Verrechnung zu unterscheiden?

So muß bis heute die Frage offen bleiben, welche Information die Ampulle dem Fisch wirklich vermittelt. Elektrische Ströme, mechanische Drucke und Temperaturdifferenzen

kommen in Größenordnungen in der natürlichen Umwelt des Tieres vor, die über die experimentell nachgewiesenen Schwellenreize der isolierten Ampulle hinausgehen. Vielleicht sollte man die aus physikalischen Begriffen abgeleitete Reizspezifität eines Rezeptors nicht überbewerten. Denkbar wäre, daß es für den Organismus lebenswichtige Erscheinungen in seiner Umwelt mit verschiedenartigen physikalischen Auswirkungen gibt, die sämtlich vom gleichen Rezeptor registriert werden können und dennoch dem Organismus eine klare Information übermitteln; dies veranschaulichen nicht zuletzt die multimodalen Funktionen der Lorenzinischen Ampulle des Katzenhaies. Weitere Verhaltensuntersuchungen am lebenden Tier erscheinen zur Klärung derartiger Fragen erforderlich, die auch für das Verständnis der Sinneserlebnisse des Menschen von großer Bedeutung sein dürften.

Zusammenfassung.

In der vorliegenden Arbeit wird die Wirkung rechteckförmiger elektrischer Ströme auf die isolierte Lorenzinische Ampulle des Katzenhaies (*Scyliorhinus canicula*) unter besonderer Berücksichtigung der bekannten Temperaturempfindlichkeit dieses Rezeptorsystems beschrieben. Anstoß zu den Experimenten gaben Beobachtungen aus Verhaltensuntersuchungen, nach denen der Katzenhai kleinste elektrische Felder (im Bereich einiger Zehntel $\mu\text{V}/\text{cm}$) in seiner Umwelt zu bemerken und somit einen spezifischen elektrischen Sinn zu besitzen scheint.

Der Reizstrom wird über Glaskapillaren (Spitzendurchmesser etwa 5μ) und Ag-AgCl-Platin-Schwarz-Elektroden in den Ampullenkanal gegeben; eine Rückkopplungsschaltung mit MOS-FET-Verstärkern sorgt für constant current-Bedingungen. Die Aussenseite des Ampullenkanals ist durch einen etwa 1 cm breiten Luftspalt von der restlichen geerdeten Ampulle elektrisch isoliert; diese befindet sich auf Thermoden, die konstante Temperaturen von 7° , 13° , 19° und 25° C garantiert. Die Reizantwort wird durch Registrierung der Spikefrequenzen in zugehörigen funktionellen Einzelfasern des Ampullennerven registriert. Reizparameter und Nervenimpulse werden auf Magnetband gespeichert und über Digitalcomputer (PDP 12 A) ausgewertet.

Einschalten eines negativen Stromes (oder Ausschalten eines positiven) erzeugt ebenso wie ein negativer Temperatursprung eine Frequenzerhöhung im afferenten Nerven der Lorenzinischen Ampulle (on-Effekt), ein entgegengesetzter Stromimpuls oder Temperatursprung eine Hemmung. Die in etwa 5 % aller untersuchten Ampullen (ca. 70) auftretende anomale Thermo- oder Elektrosensibilität könnte methodische Ursachen haben. Konstante elektrische Reizströme haben einen vernachlässigbaren kleinen Einfluss auf die stationäre Spikefrequenz, so daß sich die elektrosensible Afferenz in erster Näherung als Differentialrezeptor darstellt. Demgegenüber ist die statische Thermosensibilität typisch für einen Kaltrezeptor; sie durch-

läuft bei etwa 19°C ein Maximum.

Die Intervall-Verteilung in der spontan aktiven Ampullen-nervenfasern hängt stark von der Meßtemperatur ab. Bezieht man jedoch die Standardabweichung in der Intervallverteilung auf das temperaturabhängige mittlere Spikeintervall, dann erhält man näherungsweise temperaturinvariante Impulsmuster mit einer relativen Standardabweichung von etwa 30%. Statistische Verfahren werden weiter auf die dynamische Komponente der Elektrosensibilität angewendet durch Einführung eines gleitenden Mittelwertes. Damit zeigt sich die Intervallverteilung während der Adaptation als abhängig von der Reizstärke und -dauer: Je näher am Einschaltmoment und je größer die Reizstärken, desto schmaler die Intervallverteilung. Bezieht man jedoch die Standardabweichungen auch hier auf das mittlere Spikeintervall (bei gleitendem Mittelwert), dann erhält man wieder eine erstaunlich konstante relative Standardabweichung von etwa 30 %. Dies bedeutet für die Impulsentstehung im Rezeptor, daß die stochastischen Schwankungen der Spikebildung abhängen muß von der Häufigkeit, mit der dieses geschieht. Für die Informationsverarbeitung der elektrosensiblen Afferenz folgt, daß die relative Abweichung der Spikefrequenz vom Mittelwert eine Temperaturvariante werden kann, die für alle untersuchten Reizbedingungen eine etwa gleiche Streubreite aufweist.

Die dynamische Antwort der Ampulle auf Ströme zwischen 0.1nA und 100 nA kann bis zu 1000 % der Spontanentladung betragen (temperaturabhängig). Die dynamische Kennlinie verläuft für alle untersuchten Temperaturen S-förmig, mit geringerer Steilheit in Schwellennähe. Die Schwellenstromdichten liegen für die isolierte Ampulle bei einigen Zehntel nA/cm^2 im empfindlichsten Temperaturbereich (zwischen 13°C und 19°C). Summierung der Spikefrequenzänderungen nach 100 identischen Reizimpulsen durch den Computer zeigt noch bedeutend niedrigere Schwellenstromdichten. Starke Reizstärken führen zu einer overstimulation, in der sich hochfrequente Entladungen mit kürzeren oder längeren Pausen (silent periods) abwechseln.

Dies kann eine Verminderung der mittleren Spikefrequenz in der dynamischen Antwort bedeuten, unter Umständen sogar deren Umkehr: ein starker negativer Strom (Größenordnung 250 nA) bewirkt dann ebenso wie ein positiver eine Frequenzverringering oder silent period. Derartige Impulsmuster scheinen zu einer neuen Empfindung zu führen: In Verhaltensuntersuchungen sucht der Katzenhai dann fluchtartig das Weite.

Die vorliegenden Ergebnisse rechtfertigen die Annahme, daß in den Lorenzinischen Ampullen die spezifischen elektrosensiblen Afferenzen zu suchen sind, die nach den Ergebnissen aus Verhaltensuntersuchungen gefordert werden. Mit den hier gewählten Methoden (Untersuchungen an der isolierten Ampulle) muß jedoch die Frage offen bleiben, ob die ausgeprägte Temperaturempfindlichkeit dieses Präparates als eine Störung der Übertragungsgrößen des elektrosensiblen Rezeptors zu deuten ist, oder ob der Begriff der Spezifität eines Rezeptors grundsätzlich weiter gefasst werden muß: Vielleicht liegt im elektrischen wie im thermischen Reiz eine für das Tier gleich essentielle Information.

Literaturverzeichnis.

- Akoev, G.N., Ilyinsky, O.B.: Some functional characteristics of the electroreceptors (the ampullae of Lorenzini) of elasmobranchs. *Experientia* (Basel) 29, 293 - 294 (1973).
- Akoev, G.N., Ilyinsky, O.B., Zadan, P.M.: Responses of electroreceptors (ampullae of Lorenzini) of skates to electric and magnetic fields. *J. comp. Physiol.* 106, 127 - 136 (1976).
- Adrianov, G.N., Brown, H.R., Ilyinsky, O.B.: Responses of central neurons to electrical and magnetic stimuli of the ampullae of Lorenzini in the Black Sea skate. *J. comp. Physiol.* 93, 287 - 299, (1974).
- Barlow, H.B., Levick, W.R.: Three factors limiting the reliable detection of light by retinal ganglion cells of the cat. *J. Physiol. (Lond.)* 200, 1 - 24, (1969).
- Bennett, M.V.L.: Electoreception. In: *Fish physiology*, vol. V. Sensory systems and electric organs. New York-London: Academic Press (1971).
- Brokensha, G., Westbury, D.R.: Adaptation of the discharge of frog muscle spindles following a stretch. *J. Physiol. (Lond.)* 242, 383 - 403, (1974).
- Bromm, B., Hensel, H., Nier, K.: Response of the ampulla of Lorenzini to static combined electric and thermal stimuli in *Scyliorhinus canicula*, *Experientia* 31, 615 - 618 (1975).
- Bromm, B., Hensel, H., Tagmat, A.T.: The electrosensitivity of the isolated ampulla of Lorenzini in the dogfish. *J. comp. Physiol.* 111, 127 - 136 (1976).

- Bullock, Th.H.: Seeing the world through a new sense: electroreception in fish. American Scientist. 61, 316 - 325 (1973).
- Bullock, Th.H.: An essay on the discovery of sensory receptors and the assignment of their function together with an introduction to electroreceptors. Handbook of sens. Physiol. III/3, 1 - 12 (1974).
- Dijkgraaf, S., Kalmijn, A.J.: Versuche zur biologischen Bedeutung der Lorenzinischen Ampullen bei den Elasmobranchiern. Z. vergl. Physiol. 53, 187 - 194 (1966).
- Dotterweich, H.: Bau und Funktion der Lorenzinischen Ampullen. Zool. Jb., Abt. Allg. Zool. u. Physiol. 50, 347 - 418 (1932).
- Fedotov, S.A., Dolbilkina, N.A., Movozow, V.N., Myachkin, V.I., Preobazensky, V.B., Sobolev, G.A.: Investigation on earthquake prediction in Kamchatka. Tectonophysics 9, 249 - 258 (1970).
- Fühner, H.: Speisungsflüssigkeit für Selachierherzen. Z. allg. Physiol. 8, 485 - 492 (1908).
- Hensel, H.: Quantitative Beziehungen zwischen Temperaturreiz und Aktionspotentialen der Lorenzinischen Ampullen. Z. vergl. Physiol. 37, 509 - 526 (1955).
- Hensel, H.: Die Wirkung thermischer und mechanischer Reize auf die Lorenzinischen Ampullen der Selachier. Plügers Arch. 263, 48 - 53 (1956).
- Hensel, H.: Die Wirkung verschiedener Kohlensäure- und Sauerstoffspannungen auf isolierte Lorenzinische Ampullen von Selachiern. Pflügers Arch. 264, 228 - 244 (1957).

- Hensel, H.: Effect of temporal and spatial temperature gradients on the ampulla of Lorenzini. Pflügers Arch. 347, 89 - 100 (1974).
- Hensel, H.: Static and dynamic activity of warm receptors in boa constrictor. Pflügers Arch. 353, 191 - 109 (1975).
- Hensel, H.: Andres, K.H., v. Düring, M.: Structure and function of cold receptors. Pflügers Arch. 352, 1 - 10 (1974).
- Hensel, H., Nier, K.: Integrated static activity of the ampullae of Lorenzini after long-term exposure to various temperatures. Pflügers Arch. 323, 279 - 283 (1971).
- Hensel, H., Nier, K.: Special dynamic characteristics of thermosensitive afferents from the ampullae of Lorenzini, J. comp. Physiol. 91, 241 - 246 (1974).
- Hensel, H., Nier, K.: Total shift from cold to warm sensitivity of the ampullae of Lorenzini. Naturw. 63, 147 (1976).
- Hodgkin, A.L., Huxley, A.F.: A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. J. Physiol. (Lond.) 117, 500 - 545 (1952).
- Kalmijn, A.J.: The electric sense of sharks and rays. J. exp. Biol. 55, 371 - 383 (1971).
- Kalmijn, A.J.: The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs. In Handbook of sens. Physiol. III/3, 147 - 200 (1974).
- Katsuki, Y., Yoshino, S.: Response of the single lateral line nerve fibre to the linearly rising current stimulating the end-organ. Jap. J. Physiol. 2, 219 - 231 (1952).

- Lissmann, H.W., Machin, K.E.: The mechanism of object location in *Gymnarchus niloticus* and similar fish. J. exp. Biol. 35, 451 - 486 (1958).
- Loewenstein, W.R.: Mechanisms of nerve impulse initiation in a pressure receptor (Lorenzian ampulla). Nature (Lond.) 188, 1034 - 1035 (1960).
- Loewenstein, W.R., Ishiko, N.: Sodium chloride sensitivity and electrochemical effects in a Lorenzian ampulla. Nature (Lond.) 194, 292 - 294 (1962).
- Lorenzini, S.: Osservazioni intorno alle torpedini. Firenze, pp. 24 - 25 (1678), nach Waltman (1966).
- Metcalf, H.E.: The ampullae of Lorenzini in *Acanthias vulgaris*. Trans. Amer. Microsc. Soc. 34, 131 - 148 (1915).
- Metcalf, H.E.: The innervation of the ampullae of Lorenzini in *Acanthias vulgaris*. Trans. Amer. Microsc. 35, 167 - 174 (1916).
- Murray, R.W.: The response of the lateralis organs of *Xenopus laevis* to electrical stimulation by direct current. J. Physiol. 134, 408 - 420 (1956).
- Murray, R.W.: Evidence for a mechanoreceptive function of the ampullae of Lorenzini. Nature (Lond.) 179, 106 - 107 (1957).
- Murray, R.W.: The response of the ampullae of Lorenzini to combined stimulation by temperature change and weak direct currents. J. Physiol. (Lond.) 145, 1 - 13 (1959).
- Murray, R.W.: The response of the ampullae of Lorenzini of elasmobranchs to mechanical stimulation. J. exp. Biol. 37, 417 - 424 (1960).

Murray, R.W., Potts, W.T.W.: The composition of the endolymph, perilymph and other body fluids of elasmobranchs. *Comp. Biochem. Physiol.* 2, 65 - 75 (1961).

Murray, R.W.: The response of the ampullae of Lorenzini on electrical stimulation. *J. exp. Biol.* 39, 119 - 128 (1962).

Murray, R.W.: Electoreceptor mechanisms : The relation of impulse frequency to stimulus strength and responses to pulsed stimuli in the ampullae of Lorenzini of elasmobranchs. *J. Physiol. (Lond.)* 180, 592 - 606 (1965).

Murray, R.W.: The ampullae of Lorenzini. *Handbook of sens. Physiol.* III/3, 125 - 146 (1974).

Nier, K., Hensel, H.: Effects of calcium on afferent responses of the ampullae of Lorenzini. *Pflügers Arch.* 338, 281 - 287 (1973).

Nier, K., Hensel, H.: Special dynamic characteristics of thermosensitive afferents from the ampullae of Lorenzini. *J. comp. Physiol.* 91, 241 - 246 (1974).

Obara, S., Bennett, M.V.L.: Mode of operation of ampullae of Lorenzini of the skate, *Raja*. *J. gen. Physiol.* 60, 534 - 557 (1972).

Parker, G.H.: The influence of the eyes and ears and other allied sense organs on the movement of *Mustelus canis*. *Bull. U.S. Bur. Fish.* 29, 43 - 58 (1909).

Rommel, S.A., McCleave, J.D.: Oceanic electric fields: perception by American eels? *Science*, 176, 1233 - 1235 (1973).

Szabo, T.: Anatomy of the specialized lateral line organs of electoreception. *Handbook of sens. Physiol.* III/3 13 - 58 (1974).

Sand, A.: The function of the ampullae of Lorenzini, with some observations on the effect of temperature on sensory rhythms. Proc. Roy. Soc. B 125, 524 - 553 (1938).

Waltman, B.: Electrical properties and fine structure of the ampullary canals of Lorenzini. Acta physiol. scand. 66, Suppl. 264, 3 - 60 (1966).

Herrn Professor Dr. Hensel bin ich zu großem Dank verpflichtet für zahlreiche Anregungen und kritische Diskussionen während dieser Arbeit. Herrn Professor Dr. Kinne danke ich für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes an der Biologischen Anstalt Helgoland und Herrn Dipl. Ing. Tagmat für die Hilfe bei der computer-unterstützten Auswertung.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die Unterstützung durch Sachmittel (He 82/54).

Lebenslauf

Am 30.6.1935 wurde ich als Sohn des Handelsstudien-
direktors Dr. Franz Bromm in Wilhelmshaven geboren.
1955 machte ich das Abitur am dortigen humanistischen
Gymnasium. Anschließend studierte ich in Tübingen und
Hamburg Physik, Mathematik und Chemie, bestand 1958 in
Tübingen das Vordiplom für Physik und dort 1962 auch
das Staatsexamen für alle drei Fächer. 1965 promovier-
te ich in Kiel mit einer physikalischen Arbeit zum
Dr. rer. nat. Daneben begann ich 1962 mit dem Studium
der Medizin und machte 1966 in Kiel das Physikum. 1969
habilitierte ich mich an der medizinischen Fakultät in
Kiel für das Fach Physiologie und bestand ein Jahr
später das medizinische Staatsexamen. Nach meiner Me-
dizinalassistentenzeit am Diakonissenkrankenhaus in
Witten und an der Neurologischen Universitätsklinik
in Essen erhielt ich 1974 die Approbation. Seither bin
ich als Hochschullehrer am Physiologischen Institut
der Universität Hamburg und als Gastforscher an der
Biologischen Anstalt in Helgoland tätig. Ich bin seit
1967 mit der Zahnärztin Dr. Thussi, geb. Klemm, ver-
heiratet. Wir haben eine Tochter von 9 und einen Sohn
von 5 Jahren. Meine Adresse ist Hamburg 56, Flerren-
twiete 99.

Meine akademischen Lehrer waren die Professoren und Dozenten

a) in meinem naturwissenschaftlichen Studium

Arp, Braunbek, Brecht, Brodersen, Fraenz, Hinkelmann, Hofmann, Jordan, Kamke, Kortüm, Kossel, Kroebel, Krüger, Menzel, Metzke, Möllenstedt, Müller, Neuert, Pickert, Raether, Roquette, Rüdorf, Schulz, Schweizer, Specht, Stoll, Süßmann, Weise, Weitzel, von Weizsäcker, Wieland, Wielandt, Wittig, Ullrich, Unsöld, Zeller.

b) In meinem medizinischen Studium

Arndt, Bargmann, Bernsmeier, Böke, Brecht, Brunk, Büttner, Gärtner, Grell, Gremmel, Hallermann, Herrlinger, Huber, von Kugelgen, Lennert, Löhr, Lüllmann, Lullies, May, Merkel, Mörike, Müller, Müller-Ruchholtz, Netter, Ohlenbusch, Overbeck, Paetzold, Portwich, Proppe, Remagen, Rohleder, Spreter von Kreudenstein, Störing, Tonutti, von Volkmann, Walther, Weissbecker, Weitzel, Wiedemann, Wulf.

